

SÉRIE A N° 2787

N° D'ORDRE

116

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

GENEVIÈVE VERNET-CORNUBERT

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA SEXUALITÉ DU CRABE *Pachygrapsus marmoratus* (FABRICIUS).

2^e THÈSE. — LES MALACOSTRACÉS DES EAUX SOUTERRAINES.

Soutenues le 9 Juillet 1955 devant la Commission d'examen.

MM. A. VEILLET, *Président.*

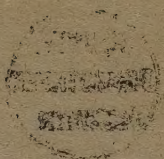
P. REMY,
R. ÉCHEVIN, } *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1958



SÉRIE A N° 2787

N° D'ORDRE

116

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

GENEVIÈVE VERNET-CORNUBERT

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA SEXUALITÉ DU CRABE *Pachygrapsus marmoratus* (FABRICIUS).

2^e THÈSE. — LES MALACOSTRACÉS DES EAUX SOUTERRAINES.

Soutenues le 9 Juillet 1955 devant la Commission d'examen.

MM. A. VEILLET, *Président.*

P. REMY,

R. ÉCHEVIN, } *Examineurs.*



PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1958

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

Doyen : M. URION.

Professeurs :

- | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|
| MM. De MALLEMANN, Physique générale. | MM. GUÉRIN, Chimie Industrielle. |
| CORNUBERT, Chimie organique. | GAUTHIER, Mathématiques appliquées |
| URION, Chimie biologique. | ÉCHEVIN, Botanique. |
| LONGCHAMBON, Minéralogie. | VEILLET, Biologie animale. |
| CHEVALLIER, Physique générale. | WAHL, Chimie organique industrielle. |
| REMY, Zoologie générale. | BARRIOL, Chimie théorique. |
| DELSARTE, Analyse supérieure. | GOUDET, Électronique. |
| ROUBAULT, Géologie. | BIZETTE, Physique. |
| LETORT, Chimie minérale. | OLMER, Physique appliquée. |
| DIEUDONNÉ, Mécanique rationnelle. | GODEMENT, Calcul différentiel et |
| DODÉ, Chimie physique. | intégral. |

Maîtres de conférences :

- | | |
|--------------------------------------|-------------------------------|
| MM. BOLFA, Minéralogie. | MM. FRÜHLING, Radiotechnique. |
| LEGRAS, Mathématiques générales. | COMOLET, Mécanique physique. |
| FAIVRE, Physique de l'État Métal- | AVIAS, Géologie. |
| lique. | DUBOIS, Chimie. |
| WERNER, Botanique. | GULLIEN, Physique. |
| CHAPELLE, Physique. | BESSON, Chimie minérale. |
| AUBRY, Chimie. | MANGENOT, Phytopathologie. |
| DAVID, Chimie biologique. | NICLAUSE, Génie chimique. |
| GIBERT, Physico-Chimie industrielle. | SERRE, Mécanique rationnelle. |
| DELATTE, Géochimie. | LIONS, Calcul différentiel. |
| GAYET, Physiologie. | |

Doyens honoraires : MM. HUSSON, CORNUBERT.

Professeurs honoraires :

- | | | |
|----------------|--------------|-------------|
| MM. E. DARMOIS | MM. LAFFITTE | MM. COURTOT |
| GUTTON | LERAY | LAPORTE |
| CROZE | HUSSON | EICHORN |
| G. DARMOIS | MAUDUIT | CAPELLE |
| RAYBAUD | DONZELOT | |
| FALLOT | JOLY | |

Maîtres de conférences honoraires : MM. RAUX, LIENHART.

Secrétaire : M. LAPOINTE.

RECHERCHES SUR LA SEXUALITÉ DU CRABE

PACHYGRAPSUS MARMORATUS (FABRICIUS)

PAR

GENEVIEVE VERNET-CORNUBERT

SOMMAIRE

INTRODUCTION	104
PREMIÈRE PARTIE. — BIOLOGIE DE <i>PACHYGRAPSUS MARMORATUS</i>	
<i>Chapitre I.</i> — GÉNÉRALITÉS.....	107
I. — Position systématique et description générale.....	107
II. — Répartition géographique en France.....	109
III. — Écologie.....	109
IV. — Méthodes de travail (pêche — élevage).....	110
<i>Chapitre II.</i> — REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT.....	113
I. — Accouplement.....	113
II. — Ponte (périodes préovigère, ovigère, postovigère).....	114
III. — Fécondation et mue.....	119
IV. — Développement et premiers stades (vie larvaire — premiers stades).....	122
<i>Chapitre III.</i> — CROISSANCE DE <i>Pachygrapsus marmoratus</i>	125
I. — Fréquence des mues	125
II. — Taux de croissance	129
III. — Développement approximatif du Crabe en fonction du temps.....	132
<i>Chapitre IV.</i> — SEXUALITÉ	134
I. — Caractères sexuels des adultes	134
II. — Caractères sexuels périodiques	138
A. — Évolution des caractères sexuels des femelles adultes.....	139
B. — Description des caractères (apparition — régression).....	140
C. — Variations des caractères sexuels en rapport avec l'âge de la femelle.....	144
D. — Comparaison avec les autres Brachyours.....	145
E. — Étude des caractères sexuels périodiques de différents Crustacés et de leurs relations avec le cycle de la reproduction.....	146
F. — Relations possibles entre la présence des caractères sexuels périodiques et la maturation des gonades chez <i>Pachygrapsus marmoratus</i>	147

III. — Évolution des caractères sexuels externes.....	148
A. — Évolution durant les premiers stades (premier stade — stades suivants).....	149
B. — Stade prépubère et mue de puberté.....	152
1° Introduction : notion de mue de puberté.....	152
2° Cas du mâle de <i>Pachygrapsus marmoratus</i>	153
3° Cas de la femelle de <i>Pachygrapsus marmoratus</i>	155
4° Rang de la mue de puberté.....	162
5° Croissance des pinces.....	162
6° Liaison de la mue de puberté avec l'activité des gonades.....	165
IV. — Discussion et conclusions sur le déterminisme des caractères sexuels de <i>Pachygrapsus marmoratus</i>	166
RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE	168

DEUXIÈME PARTIE. — BIOLOGIE DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS*
PARASITÉ PAR *SACCOLINA CARCINI*

INTRODUCTION.....	170
<i>Chapitre V. GÉNÉRALITÉS SUR LE PARASITISME DE Pachygrapsus marmoratus par Saccolina carcini.</i>	171
I. — Brève description du parasite.....	171
II. — Pourcentage des Crabes parasités.....	172
A. — Influence de l'écologie sur les Crabes parasités.....	172
B. — Pourcentage d'animaux à Sacculine externe par rapport à la taille du Crabe....	173
C. — Influence du sexe	173
D. — Fluctuation du pourcentage de Crabes porteurs de Sacculine externe suivant la saison	174
III. — Infestation double de Sacculine.....	175
IV. — Cycle de la Sacculine.....	176
A. — Cycle de la Sacculine externe.....	176
B. — Cycle de la Sacculine interne.....	177
<i>Chapitre VI. — MODIFICATIONS APPORTÉES PAR LA SACCULINE DURANT SON CYCLE INTERNE DANS LA BIOLOGIE DE Pachygrapsus marmoratus.</i>	178
INTRODUCTION.....	178
I. — Influence de la Sacculine sur les mâles.....	180
A. — Modifications des caractères sexuels externes.....	180
1° Description des modifications.....	180
2° Évolution des différentes modifications.....	181
3° Relations existant entre les différentes modifications des caractères sexuels.....	187
B. — Modifications des gonades.....	189
C. — Ordre d'apparition des différentes modifications.....	191
II. — Influence de la Sacculine sur les femelles.....	193
A. — Étude des modifications externes.....	194
B. — Modifications des gonades femelles.....	197
III. — Discussion et conclusions générales sur l'influence de la Sacculine sur les caractères sexuels de <i>Pachygrapsus marmoratus</i>	198
<i>Chapitre VII. — MODIFICATIONS APPORTÉES PAR LA SACCULINE DURANT SON CYCLE EXTERNE DANS LA BIOLOGIE DE Pachygrapsus marmoratus.</i>	201
I. — Aspect du Crabe à Sacculine externe.....	201
II. — Action inhibitrice de la Sacculine sur la mue.....	202
A. — Influence de la Sacculine avant sa sortie.....	202
B. — Influence de la Sacculine après sa sortie.....	205
C. — Mue des Crabes à Sacculine tombée.....	205
RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE.....	206

TROISIÈME PARTIE. — INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES
SUR LA BIOLOGIE DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS*

INTRODUCTION	208
MÉTHODES DE TRAVAIL	209
Chapitre VIII. — CROISSANCE DE <i>Pachygrapsus marmoratus</i> SANS PÉDONCULES OCULAIRES.....	210
I. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les animaux non parasités.....	210
A. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue.....	210
1° Historique du contrôle hormonal de la mue.....	210
2° Résultats des expériences pratiquées sur <i>Pachygrapsus marmoratus</i>	213
B. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la croissance.....	218
C. — Longévité des animaux opérés.....	224
II. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue des animaux parasités.....	226
Chapitre IX. — INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LA PONTE.....	230
I. — Étude de la ponte chez <i>Pachygrapsus marmoratus</i> sans pédoncules oculaires.....	230
A. — Femelles pubères (périodes préovigère, ovigère, postovigère).....	230
B. — Femelles impubères	233
II. — Antagonisme entre le cycle de mue et le cycle de la ponte.....	234
A. — Inhibition de la mue chez les femelles ovigères.....	234
B. — Inhibition de la ponte chez les femelles privées de leurs pédoncules oculaires....	238
Chapitre X. — INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES DE <i>Pachygrapsus marmoratus</i>	240
I. — Influence sur les femelles	240
A. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur l'évolution des caractères sexuels externes des femelles non pubères.....	240
1° Cas des femelles juvéniles	241
2° Cas des femelles aux stades impubères.....	241
3° Cas des femelles prépubères	242
B. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels péri- odiques des femelles pubères.....	244
C. — Discussion et conclusions sur l'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels des femelles.....	247
II. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels des animaux parasités	250
A. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la féminisation de l'abdomen.	251
B. — Influence sur les soies de la bordure de l'abdomen et des pléopodes des mâles sacculinés.....	254
C. — Influence sur les soies de la bordure de l'abdomen et des pléopodes des femelles parasitées	255
D. — Mue des animaux sacculinés sans pédoncules oculaires après la mort du parasite.	257
E. — Régénération des organes copulateurs.....	258
F. — Discussion et conclusions de l'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les Crabes parasités par <i>Sacculina carcini</i>	260
RÉSUMÉ DE LA TROISIÈME PARTIE.....	263
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	266
BIBLIOGRAPHIE	268

INTRODUCTION

Le problème du déterminisme des caractères sexuels des Crustacés a déjà été longuement étudié ; il a donné lieu à des recherches d'autant plus nombreuses que la castration chirurgicale s'étant avérée impossible chez la plupart des Crustacés, les chercheurs ont dû utiliser d'autres méthodes d'investigation moins directes et moins probantes.

La méthode la plus directe a consisté à castrer artificiellement les Crustacés à l'aide du radium ; elle a été appliquée avec succès aux Isopodes et aux Amphipodes. Certains chercheurs ont également essayé de greffer des gonades du sexe opposé à des animaux en expérience afin de pouvoir déterminer l'influence de la gonade implantée. Les Crustacés intersexués, ou ceux qui changent de sexe au cours de leur vie, ont également donné des résultats intéressants. Enfin, le parasitisme des Crustacés a fourni à de nombreux chercheurs l'occasion d'observer la sexualité des hôtes ; en effet, les Crustacés parasités présentent une modification de leurs caractères sexuels.

Deux éléments sont venus récemment apporter quelques renseignements complémentaires sur la sexualité des Crustacés ; en effet, la castration chirurgicale a été réussie pour la première fois chez les Crustacés ; l'expérience a été réalisée sur des Amphipodes par H. CHARNIAUX-COTTON en 1953, et cette expérience a donné une preuve irréfutable de la dépendance des caractères sexuels périodiques vis-à-vis des gonades dans cet Ordre de Crustacés. De plus, l'influence des massifs glandulaires du pédoncule oculaire dans le développement des caractères sexuels et de la ponte a pu être décelée.

Nous avons choisi comme sujet d'étude, dans ce travail, le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). Il s'est révélé à certains points de vue un matériel d'étude assez peu satisfaisant ; c'est un Crabe de petite taille, difficile à capturer, et il est d'une relative fragilité en élevage ; de plus, ses mues sont assez espacées. Mais le fait qu'il existe une périodicité de certains caractères sexuels chez les femelles, et que les mâles parasités atteignent un degré d'hyperféminisation très poussé, en fait cependant un sujet d'étude intéressant.

Dans nos recherches sur la sexualité de *Pachygrapsus marmoratus*, nous avons utilisé trois méthodes d'investigation :

— l'observation directe d'animaux ; ces observations ont été effectuées sur des individus récoltés en grande quantité en différentes saisons ; elles ont été complétées par l'élevage d'un certain nombre d'animaux. Plusieurs points mal connus de la biologie de ce Crabe ont pu ainsi être étudiés.

— l'étude du parasitisme et de son influence sur la biologie de l'animal a également été effectuée ; nous avons étudié l'évolution des caractères sexuels en les comparant à ceux des animaux non parasités. L'influence de *Sacculina carcini* avait déjà été étudiée dans le cas de plusieurs autres Crabes, mais son action sur *Pachygrapsus marmoratus* n'avait pas été approfondie.

— enfin, nous avons pratiqué l'ablation des pédoncules oculaires chez des *Pachygrapsus marmoratus* normaux et parasités ; cette ablation a été effectuée comme un moyen d'étude directe afin de déterminer les rôles possibles des pédoncules oculaires sur le cycle de la reproduction et sur les caractères sexuels externes des animaux sains et parasités ; elle a été également pratiquée comme un moyen d'étude indirecte afin de faire muer des animaux qui habituellement ne muent pas. Il reste évidemment à démontrer le rôle spécifique des différents massifs glandulaires du pédoncule oculaire ; cette étude n'a pû être effectuée, *Pachygrapsus marmoratus* n'étant pas, en effet, un bon matériel d'étude pour cette recherche à cause de la petitesse du pédoncule et de sa position enfoncée dans l'orbite.

Ces observations et ces expériences nous ont permis d'étudier la sexualité de *Pachygrapsus marmoratus* ; d'une part, son cycle de reproduction, la liaison de ce cycle avec celui de la mue, l'évolution de ses caractères sexuels externes ; d'autre part la modification des caractères sexuels externes sous l'action de la Sacculine.

*
* *

Avant de commencer cette étude, nous tenons à remercier tous ceux qui nous ont aidée à la mener à bien. Qu'il nous soit permis tout d'abord de remercier M. le Professeur VEILLET. En nous admettant dans son laboratoire et en nous associant aux recherches qui y ont lieu, il nous a témoigné sa confiance ; il nous a aidée ensuite de ses conseils et de ses encouragements. Nous lui devons beaucoup et nous serions heureuse qu'il trouvât ici l'assurance de notre profonde gratitude. Nos

remerciements vont aussi à M. le Professeur RÉMY qui a bien voulu nous parrainer au Centre National de la Recherche Scientifique et qui a toujours porté à nos travaux le plus grand intérêt. Nous le remercions également, ainsi que M. le Professeur ÉCHEVIN, d'avoir accepté de faire partie de notre jury.

Notre travail a été commencé à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer ; que M. TRÉGOUBOFF trouve ici le témoignage de notre reconnaissance pour l'enseignement et les conseils utiles qu'il nous a prodigués.

C'est à Monaco, où M. le Capitaine de Vaisseau ROUCH a bien voulu nous accorder une longue et généreuse hospitalité dans les laboratoires du Musée Océanographique, que nous avons pu effectuer, dans les meilleures conditions, nos élevages et la majeure partie de nos recherches. Nous sommes heureuse de l'assurer de notre vive gratitude. M. BELLOC, Sous-Directeur du Musée, a mis à notre disposition les plus grandes facilités de travail : nous y avons été très sensible.

M. le Professeur FAGE, Membre de l'Institut, nous a témoigné, à chacun de ses séjours à Monaco, un intérêt bienveillant. Il nous a permis, en outre, de publier notre travail dans cette Revue. Nous tenons à lui exprimer notre respectueuse reconnaissance.

Nous avons également séjourné à la Station Biologique de Sète et nous n'oublions pas l'aimable accueil que nous y a réservé M. le Doyen MATHIAS et M. EUZET, Chef de travaux de cette station.

Nous n'omettons pas de remercier les membres du personnel de la Station Zoologique de Villefranche, du Musée Océanographique de Monaco et de la Station Biologique de Sète qui nous ont toujours rendu service avec le plus grand empressement.

Nous devons remercier tout spécialement M. GARNAUD, Assistant du Musée Océanographique de Monaco, chargé de l'aquarium, qui nous a aidée si utilement dans la réalisation de nos dessins ainsi que M. VIDONNE, Bibliothécaire, qui a facilité notre travail de bibliographie.

Nous avons rencontré auprès des chercheurs du laboratoire de Biologie Animale de Nancy un esprit de camaraderie et d'entr'aide si fécond dans le travail d'équipe ; nous tenons à les assurer de notre cordiale amitié.

Nous tenons également à remercier le Centre National de la Recherche Scientifique dont les subventions nous ont permis d'effectuer ce travail.

PREMIÈRE PARTIE

BIOLOGIE DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS*

CHAPITRE I.

GÉNÉRALITÉS

I. — Position systématique et description générale.

Le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* est un Brachyoure (groupe des Catométopes) de la famille des Grapsidae dont il est le représentant le plus commun sur les côtes de France. Voici les caractéristiques de ce Crabe (fig. 1-2).



FIG. 1. — *Pachygrapsus marmoratus* face dorsale.

La carapace. — Elle est légèrement plus large que longue, et a sensiblement la forme d'un quadrilatère ; sa face dorsale est presque plate, striée transversalement, excepté dans la partie médiane ; ses bords latéraux sont pour ainsi dire droits et portent en avant deux dents postorbitaires ; en outre, sur l'extrémité interne du bord orbitaire inférieur, se trouve une dent, appelée dent grapsienne, caractéristique de cette famille ; les orbites et les pédoncules oculaires sont très réduits.

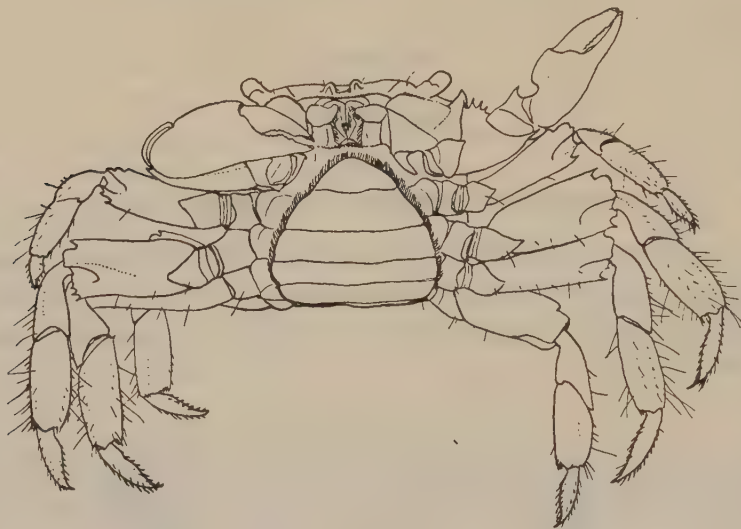


FIG. 2. — *Pachygrapsus marmoratus* face ventrale.

Sa coloration est très variable. Risso (1816) avait même émis l'hypothèse de l'existence de deux variétés, l'une peu pigmentée et l'autre extrêmement foncée. Il n'existe cependant qu'une seule espèce qui présente, du moins lorsque ses représentants sont de petite taille, une synchronie avec le milieu ambiant. Les petits Crabes récoltés dans les rochers calcaires blancs sont très clairs ; c'est également le cas de ceux qui ont été élevés pendant plusieurs mois dans des récipients transparents. Au contraire, les Crabes vivant dans les rochers de couleur sombre ont sensiblement la teinte du milieu ambiant. Cette faculté d'homochromie ne paraît exister que pour les jeunes individus ; des Crabes adultes de teinte foncée ont pu être conservés en élevage pendant plusieurs mois sans que nous ayons observé un changement notable dans leur coloration.

C'est un Crabe de petite taille car la longueur du céphalothorax des plus gros exemplaires que nous avons rencontrés n'excédait pas 40 mm.

Appendices. — Comme chez tous les Grapsidae les maxillipèdes sont écartés et ne recouvrent pas totalement le cadre buccal. Les chélipèdes sont subégaux.

Les pattes ambulatoires présentent un méropodite fortement comprimé dont la crête supérieure est ornée d'une forte dent à son extrémité distale ; le carpopodite possède une crête supérieure et une crête latérale. Cet article, ainsi que le propodite et le dactylopodite, sont garnis de longs poils et de courtes soies.

II. — Répartition géographique en France.

Ils sont très nombreux en Méditerranée où ils ont été signalés de la Mer Noire au Golfe du Lion (RONDELET 1558 ; J. C. FABRICIUS 1787 ; J. F. W. HERBST 1790 ; G. OLIVI 1792 ; P. A. LATREILLE 1805 ; A. RISSO 1805 ; A. G. DESMAREST 1825 ; O. G. COSTA 1836 ; H. MILNE EDWARDS 1837 ; P. H. LUCAS 1849 ; C. HELLER 1863 ; V. CZERNIAVSKY 1884 ; J. V. CARUS 1885 ; O. PESTA 1918 ; Th. MONOD 1932 *a, b* ; H. BALSS 1936 ; A. NOBRE 1936). On les trouve également dans le Golfe de Gascogne (G. PRUVOT 1897), et sur les côtes atlantiques jusqu'à Concarneau (J. BONNIER 1887). Sur les côtes de la Manche ils ont été signalés en deux endroits : à Saint Vaast la Hougue (P. FAUVEL 1929), où leur présence semble avoir été accidentelle (apport des langoustiers), et à Roscoff, où plusieurs auteurs (Y. DELAGE 1881 ; G. PRUVOT 1897 ; G. SCHLEGEL 1911) les ont cités en tant que représentants de la faune de Roscoff, vivant en petit nombre dans les rochers. Très rares en 1914 (P. DE BEAUCHAMP), ils ont effectué ensuite une extension régulière et ils ont été signalés en assez grand nombre en 1928 et en 1929 (E. FISCHER 1928 ; M. PRENANT 1929). Depuis cette époque ils ont totalement disparu de Roscoff et leur limite septentrionale paraît être actuellement le Sud de la Bretagne.

III. — Écologie.

En Méditerranée, on trouve ce Crabe dans la zone rocheuse subcôtère. Les plus jeunes vivent dans le gravier humide mêlé aux déchets

de Posidonies rejetées par la mer au cours des tempêtes. Les adultes vivent au bord de l'eau, sous les pierres, dans les flaques d'eau qui y subsistent ; c'est le cas des adultes de petite taille. Au contraire, les plus gros se trouvent généralement dans les anfractuosités des rochers battus par les vagues ou dans les fissures des quais des ports.

Le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* habite donc les endroits humides plutôt que l'eau proprement dite. Il est doué d'ailleurs d'une grande résistance à la sécheresse : il peut vivre plusieurs heures hors de l'eau à condition que la température ne soit pas trop élevée. Ce caractère a été étudié par PORA (1939). D'après cet auteur, si la température n'excède pas 20° C., l'animal peut résister 5 jours hors de l'eau. Nous avons nous-même conservé à sec des *Pachygrapsus* pendant plus d'une semaine à une température d'environ 12° C. sans observer de mortalité.

IV. — Méthodes de travail.

A. — PÊCHE.

1° *Domaine étudié.* — Les spécimens de *Pachygrapsus marmoratus* que nous avons étudiés ont été capturés sur la côte méditerranéenne dans la région comprise entre Villefranche-sur-Mer et Monaco. La plupart des récoltes ont été effectuées soit par nous-même, sur la plage située à une centaine de mètres au Sud de la Station Zoologique de Villefranche, soit dans le Port de Monaco par les pêcheurs du Musée Océanographique. Nous avons également ramassé quelques animaux, à Villefranche, dans le port de la Darse et sur la plage des Marinières ; le long de la côte du Cap-Ferrat, dans la baie des Fourmies, la Mer d'Eze, au Cap-d'Ail et à la pointe de Fontvieille (fig. 3).

De plus, pendant notre séjour à la Station biologique de Sète, quelques animaux ont été capturés au Cap d'Agde.

2° *Technique de pêche.* — L'agilité du *Pachygrapsus* nous a rendu sa capture très difficile. Doué d'une vue perçante, cet animal s'enfuit dès qu'on l'approche et se réfugie dans les anfractuosités des rochers où il s'avère impossible de le capturer. Pour récolter les gros Crabes, nous avons employé la méthode suivante : la nuit tombée, nous avons utilisé une barque et nous avons éclairé les murailles des quais au moyen d'une lampe ; la lumière ralentit les mouvements de fuite des Crabes éblouis qui se laissent ainsi plus facilement saisir. La capture est plus

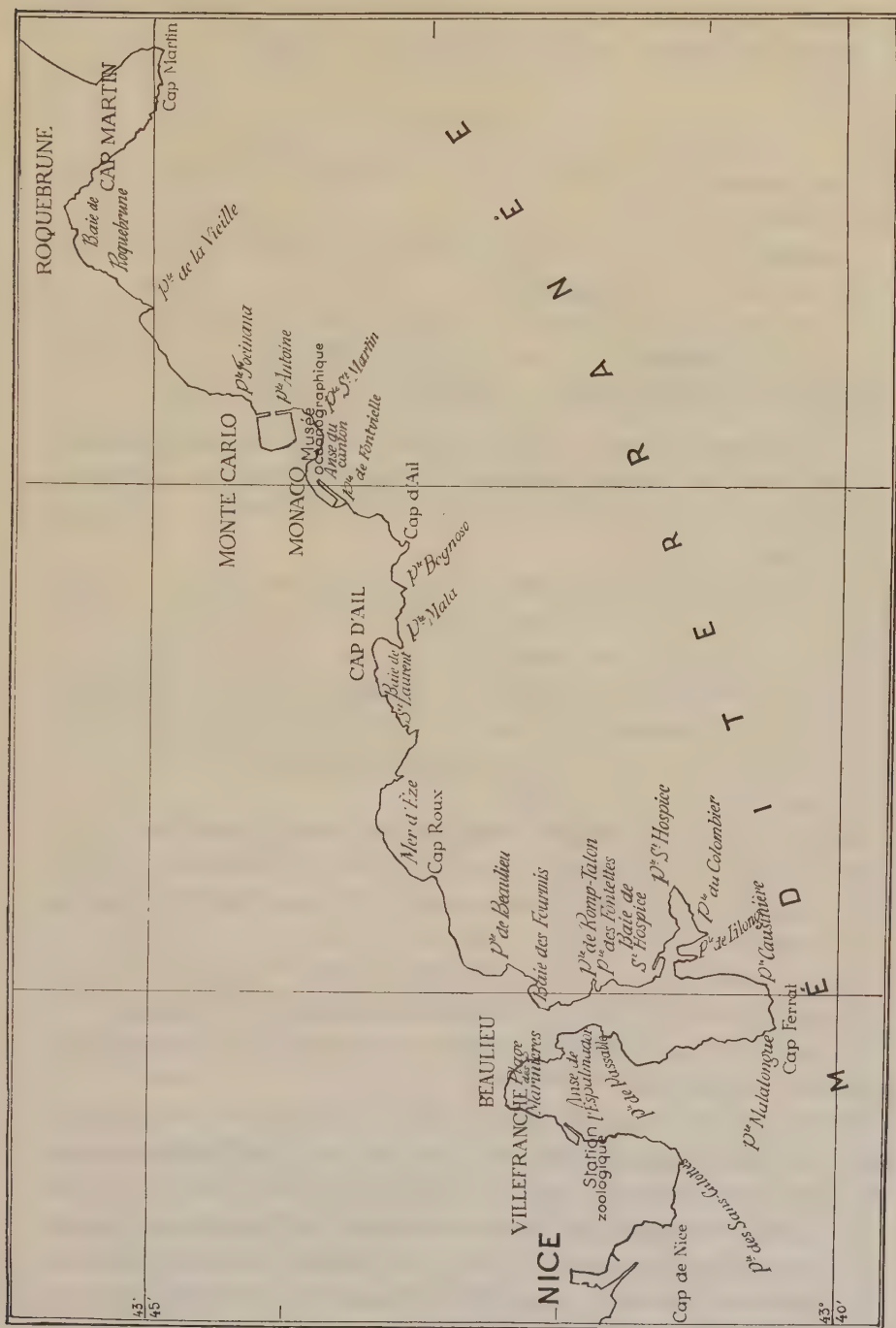


Fig. 3. — Carte de Villefranche à Monaco représentant la région prospectée.

facile par temps calme ; nous avons pu alors capturer un grand nombre de Crabes en soulevant les pierres situées sur le rivage.

B. — ÉLEVAGE.

Nos observations ont été faites sur les animaux récoltés au cours des pêches :

— certains ont été observés, mesurés puis gardés dans le formol et ont servi aux études statistiques.

— les autres ont été suivis en élevage pendant quelques mois ; ils ont mué plusieurs fois, et leur évolution a été notée. Cette méthode d'observation a fourni le plus grand nombre de nos résultats.

1° *Technique d'élevage.* — Les animaux ont été isolés dans des boîtes ou des verres en matière plastique ; l'eau était courante suivant le dispositif décrit par VEILLET et DÉMEUSY (1951) et dont nous donnons un bref aperçu.

Les boîtes où ont été élevés les plus gros Crabes étaient disposées en rangées et reliées entre elles au moyen de petits tubes de verre entourés de morceaux de tuyau de caoutchouc ; l'eau arrivait par un conduit de verre dans la première boîte, circulait par ces canalisations et sortait par l'extrémité de la dernière boîte. Sur chacune, nous avons placé une petite plaque de plomb afin d'empêcher les Crabes de se sauver en soulevant le couvercle.

Les plus petits ont été élevés dans des gobelets également en matière plastique, superposés et emboîtés les uns dans les autres par séries de huit. Les parois des gobelets étaient percées de petits trous par lesquels l'eau circulait d'un récipient à l'autre.

Nous avons utilisé 175 boîtes et 120 gobelets, tous numérotés, ce qui nous a permis d'élever individuellement environ 300 Crabes.

Afin de faciliter l'aération, nous avons été amenée à prendre les précautions suivantes :

— nous avons constitué des rangées de 4 boîtes seulement afin que l'eau arrive suffisamment aérée aux animaux des dernières boîtes.

— les couvercles des boîtes ont été percés de petits trous.

— nous avons également réduit la mortalité par asphyxie en plaçant une pierre émergente dans chaque boîte ; lorsqu'il se produit un arrêt d'eau accidentel, le Crabe peut ainsi se hisser sur cette pierre et éviter l'asphyxie dans une eau stagnante.

2° *Nourriture*. — Les animaux ont été nourris journellement avec des moules, ou, lorsque celles-ci ont fait défaut, avec des patelles, des morceaux de poisson ou des crevettes ; nous avons également essayé de leur donner des algues, et en particulier des ulves. Mais le *Pachygrapsus* semble préférer les moules à toute autre alimentation.

Les fragments de nourriture ont été enlevés quotidiennement ainsi que tous les déchets pouvant séjourner dans les boîtes et dans les verres ; aucune décomposition n'a pu ainsi subsister. Les animaux ont été tenus, par conséquent, dans un grand état de propreté.

L'ensemble de ces conditions nous a donné de bons résultats.

3° *Récolte et conservation des mues*. — Les mues ont été récoltées journellement et ont été conservées dans l'alcool à 70° avec le numéro correspondant à celui de la boîte ou du gobelet où se trouvait le Crabe. La date de la mue était également notée. Les exuvies ont été ensuite mesurées.

CHAPITRE II.

REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT

I. — Accouplement.

R. W. HIATT (1948) a signalé chez une espèce voisine, *Pachygrapsus crassipes*, la difficulté de rencontrer des mâles et des femelles accouplés dans la nature. Il a conclu de ses observations que l'accouplement était nocturne et de courte durée.

Nous avons fait les mêmes constatations chez *Pachygrapsus marmoratus*. En effet, nous n'avons jamais rencontré d'animaux accouplés dans la nature ; mais nous avons cependant constaté, qu'au printemps, mâle et femelle se trouvent souvent ensemble sous une pierre.

En élevage, nous avons obtenu quelques accouplements nocturnes. De plus, nous avons observé durant le jour l'accouplement chez des animaux privés de leurs pédoncules oculaires qui ne pouvaient distinguer le jour de la nuit ; ce fait corrobore donc l'hypothèse d'un accouplement nocturne. Exceptionnellement, en 1953, nous avons pu observer deux accouplements diurnes ; le Crabe saisit la femelle par une pince et l'attire vers lui ; l'accouplement a lieu presque aussitôt ; le mâle,

couché sur le dos, retient la femelle au-dessus de lui et la maintient avec ses deux pinces et avec ses pattes.

L'accouplement ne se produit pas à une mue comme c'est le cas chez *Carcinus maenas*. Lorsque nous avons réuni un mâle avec une femelle qui venait de muer, le mâle dévore la femelle. H. HOESTLANDT (1948) a démontré chez un autre Grapsidae, *Eriocheir sinensis*, que l'accouplement ne se produisait pas lors d'une mue de la femelle mais au stade C3 ou C4 de l'intermue.

Epoque de l'accouplement : nous avons réuni mâle et femelle à plusieurs saisons, et nous n'avons observé d'accouplement qu'au printemps c'est-à-dire à la période de reproduction des femelles.

II. — Ponte.

L'élevage nous a permis de recueillir quelques renseignements sur la biologie des femelles œuvées ; ils ont été complétés par les observations effectuées sur les animaux récoltés en grand nombre au cours de la période de la ponte en 1953.

Nous avons élevé une cinquantaine de femelles. Elles ont été capturées au début d'avril, c'est-à-dire avant le début de la ponte, et nous les avons gardées jusqu'à la fin de la période de reproduction. Cela nous a permis d'observer la biologie de ces femelles avant, pendant et après la ponte.

A. — PÉRIODE PRÉOVIGÈRE.

Dès la fin du mois de février, on rencontre des femelles dont les ovaires commencent à se développer. En mars et en avril, les ovaires grossissent, recouvrent en grande partie l'hépatopancréas, et les oviductes sont bourrés d'œufs. Quelques jours avant la ponte on commence à voir les gonoductes gonflés d'œufs qui envahissent légèrement la partie supérieure de l'abdomen, et on peut apercevoir deux traînées brunes à travers la membrane transparente de celui-ci. Ce caractère permet de reconnaître facilement les femelles qui vont pondre.

Au moment où les ovaires commencent à se développer (février, mars et début d'avril), les femelles effectuent une mue qui sera la dernière avant la ponte. Nous verrons plus loin (page 00) le caractère spécial de cette mue. En élevage, 7 femelles seulement sur 50 ont mué

avant de pondre, et il s'est écoulé environ une quarantaine de jours entre la mue et la ponte. En 1952, une femelle capturée le 19 mars n'a pas mué avant de pondre le 27 avril ; sa mue était donc antérieure à la date de sa capture. L'intervalle de temps qui s'écoule entre la dernière mue et la ponte n'est pas constant (Tableau I) et doit dépendre de l'état de maturation plus ou moins avancé des ovaires au moment de la mue.

Tableau I.

Taille en mm	Mue	Ponte	Intervalle
13,0	24 avril	31 mai	37 jours
13,5	13 avril	31 mai	48 »
13,5	14 avril	30 mai	46 »
14,0	11 avril	21 mai	40 »
15,2	11 avril	11 mai	30 »
16,5	14 avril	30 mai	46 »
16,9	14 avril	27 mai	43 »

B. — PÉRIODE OVIGÈRE.

1° *Epoque de la ponte.* — A la fin d'avril (la température de l'eau de mer est alors entre 14°5 et 15° C.), on commence à trouver dans la nature des femelles ovigères. En mai et en juin leur nombre augmente considérablement, pour décroître en juillet. En août nous ne trouvons plus que quelques rares femelles œuvées ; en septembre la période de reproduction est terminée.

Le début de la période de ponte varie avec la température. Au Cap d'Agde, nous n'avons trouvé des femelles ovigères qu'à la fin de mai. La ponte, dans cette région plus froide de la Méditerranée, a commencé environ un mois plus tard qu'à Villefranche et Monaco. Or, la température de l'étang de Thau est de 12°6 C. à la fin d'avril et de 15°7 C. à la fin de mai (nous n'avons pas la température de l'eau de mer au cap d'Agde, mais nous savons qu'elle est inférieure, à cette époque, à celle de l'eau de l'étang de Thau). Il semble donc que la ponte ne puisse se produire en dessous d'une certaine température.

2° *Taille des femelles ovigères.* — A la fin d'avril et en mai, les femelles ovigères ont une taille relativement grande. En juin, lorsque la saison de ponte est plus avancée, on rencontre un grand nombre de petites

femelles œuvées. Le pourcentage augmente encore en juillet (Tableau II). Cela s'explique aisément ; en effet, comme nous le verrons plus loin, les petites femelles font généralement leur mue de puberté au printemps et cette mue se situe plus tard que celles des femelles normales déjà pubères ; de ce fait, ces petites femelles pondent plus tardivement.

Les femelles peuvent donc être ovigères à une très petite taille ; il n'est pas rare de rencontrer des femelles œuvées dont la longueur du céphalothorax ne dépasse pas 8 mm. La plus petite femelle ovigère rencontrée mesurait 7,5 mm. Dans ce cas, les œufs sont moins nombreux.

Tableau II.

	Mai		Juin		Juillet	
Nombre de femelles ovigères...	104		118		38	
	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
♀ ovig. en dessous de 12 mm....	22	21 %	53	45 %	24	63 %
♀ ovig. en dessous de 10 mm....	1	0,9 %	25	21 %	16	42 %

3° *Ponte*. — Comme chez les autres Crabes, les œufs pondus sont retenus sur les soies lisses des endopodites par une sécrétion produite par les endopodites eux-mêmes (VEILLET, 1945), tandis que les exopodites, courbés et aux soies longues, forment protection et retiennent la masse des œufs (fig. 4) ; les œufs sont de couleur marron lorsqu'ils sont pondus (dans les ovaires eux-mêmes et dans les gonoductes, les œufs sont déjà de cette couleur sauf au premier stade de leur développement où ils sont rouge orangé).

Nous avons constaté que, durant les quatre mois que dure la période de reproduction, plusieurs pontes sont émises par la même femelle ; nous avons pu observer 2 ou 3 pontes successives. Entre le moment où les larves d'une ponte sont émises et la ponte suivante, l'intervalle de temps est très court ; la Tableau III nous montre qu'il s'écoule de 1 à 6 jours entre l'éclosion et la nouvelle ponte.

Le fait d'effectuer plusieurs pontes semble assez rare chez les Crabes. Cependant ce n'est pas le seul cas connu. PETERS (1937) et HOESTLANDT (1948) ont signalé que les femelles d'*Eriocheir sinensis* effectuaient

plusieurs pontes successives et qu'elles pouvaient émettre une nouvelle ponte avant que les larves issues de la première soient écloses.

La nouvelle ponte ne peut se préparer dans un intervalle de temps aussi court, la maturation des ovaires continue donc chez les femelles pendant la période où elles incubent leurs œufs ; nous avons vérifié ce phénomène en disséquant un certain nombre de bêtes ovigères récoltées dans la nature : leurs ovaires étaient tous en maturation.



FIG. 4. — Femelle ovigère de *Pachygrapsus marmoratus*.

Contrairement à beaucoup de Crustacés présentant le phénomène de pontes successives, et en particulier les Crevettes et les Pagures, il ne se produit généralement pas de mue entre les pontes ¹. Cependant, dans des cas très rares (une femelle en 1951 et une en 1953), il peut arriver que les femelles muent entre deux pontes. Dans ce cas, l'espace

1. Le Crabe *Carcinus maenas* peut également effectuer plusieurs pontes sans mues intermédiaires lorsqu'il est privé des pédoncules oculaires. (DÉMEUSY et LENEL 1954).

de temps compris entre l'éclosion et la nouvelle ponte est beaucoup plus important (20 jours dans le premier cas, 29 dans le second).

Tableau III.

Éclosion de la 1 ^{re} Ponte	2 ^e Ponte	Intervalle
26 mai	28 mai	2 jours
30 mai	31 mai	1 »
5 juin	9 juin	4 »
8 juin	11 juin	3 »
16 juin	22 juin	6 »
26 juin	28 juin	2 »
1 juil.	3 juil.	2 »
11 juil.	15 juil.	4 »

Il y a donc ici antagonisme entre le cycle de la mue et celui de la ponte (nous l'étudierons plus en détail p. 121 et p. 234). La ponte n'a lieu immédiatement que si la mue ne se produit pas. Dans le cas contraire la ponte s'effectue plus tardivement. Les femelles isolées en élevage ne s'accouplent pas entre les pontes. Or, les œufs des dernières pontes se développent et donnent des larves ; l'accouplement antérieur à la première ponte suffit donc à féconder les pontes successives.

Tableau IV. — DURÉE DE L'INCUBATION.

avril-mai 14°8 16°2	mai-juin 20° 18°4	juin-juil. 20°6 22°8	juil.-août 24°1 24°0
31 jours	25 jours	23 jours	19 jours
30 »	25 »	21 »	18 jours
	26 »	21 »	
	25 »	20 »	
	26 »	20 »	
	25 »	20 »	
		20 »	
		19 »	

Les températures indiquées dans le tableau sont les moyennes des températures journalières, calculées de 15 jours en 15 jours.

La durée de l'incubation est à peu près constante pour une époque déterminée, mais elle varie d'un mois à l'autre (Tableau IV) ; la troisième ponte ayant une éclosion plus rapide, la durée d'incubation est plus courte à cause de la température plus chaude en juillet qu'en mai.

C. — PÉRIODE POSTOVIGÈRE.

Lorsque les larves de la dernière ponte sont émises, il s'écoule un certain laps de temps jusqu'à la mue. Cet intervalle ne semble pas constant (Tableau V). Peut-être est-il, comme nous le verrons en étudiant la croissance, proportionnel à la taille et à la température ? Dans le cas de la femelle de 22,1 mm, l'éclosion a lieu à la fin d'août ; la mue est plus tardive, sans doute à cause de la température moins élevée.

Tableau V.

Taille en mm	Dernière éclosion	Mue	Intervalle
12,8	16 juil.	22 juil.	6 jours
13,1	26 juil.	1 août	6 »
15,1	19 juil.	25 juil.	6 »
17,2	28 juin	14 juil.	17 »
17,2	28 juil.	4 août	7 »
17,5	31 juil.	8 août	8 »
19,6	5 août	14 août	9 »
22,1	30 juil.	31 août	32 »

III. — Fécondation et mue.

A. — CAS DES FEMELLES DONT LES ŒUFS NE TIENNENT PAS.

Un certain nombre de femelles mises en élevage au mois d'avril ont pondu et n'ont pas conservé leurs œufs. Ceux-ci tiennent au maximum 2 jours ; ils se séparent des pléopodes puis s'éparpillent. Dans l'ensemble il s'est écoulé, dans le cas de ces femelles, un laps de temps considérable entre la mise en captivité et la ponte. Dans le cas des femelles qui ont gardé leurs œufs, la ponte a suivi de près la mise en élevage. Nous avons d'abord pensé que la longueur de la captivité

entravait la fixation des œufs (il en est ainsi chez *Carcinus*), mais cette hypothèse s'est avérée fausse : en effet, les femelles dont les œufs ont tenu ont effectué des pontes successives malgré la captivité.

Tableau VI.

Femelles œufs non fixés			Femelles œufs fixés			Femelles fécondées en captivité		
Date capt.	Date ponte	Interv.	Date capt.	Date ponte	Interv.	Date capt.	Date ponte	Interv.
20/4	5/5	15	16/5	21/5	5	24/4	31/5	37
27/4	12/5	15	26/6	27/6	1	28/4	29/5	31
27/4	16/5	19	25/6	30/6	5	12/5	28/5	16
23/4	18/5	25	25/6	27/6	2	1/6	16/6	15
6/5	10/5	4	25/6	27/6	2	25/6	30/6	5
17/4	7/5	20	17/4	30/4	13	25/6	27/6	2
17/4	12/5	25	6/5	9/5	3	25/6	27/6	2
17/4	29/4	12	23/4	7/5	14	26/6	30/6	4
18/4	10/5	22	26/6	28/6	2			
18/4	29/4	11	26/6	27/6	1			
18/4	30/5	42	6/5	10/5	4			
16/4	28/4	12	16/4	25/4	9			
16/4	8/5	22						
16/4	25/4	9						
16/4	5/5	19						
16/4	10/5	24						
16/4	10/5	24						
16/4	12/5	26						

Il semble plutôt que les femelles mises trop tôt en élevage n'aient pas été fécondées, et qu'en conséquence les œufs ne se développent pas et ne se maintiennent pas sur les pléopodes. Nous n'avons pu effectuer l'examen microscopique de toutes les femelles ; en effet, les œufs étaient souvent dispersés par le courant d'eau et nous ne les avons pas retrouvés. Néanmoins, nous avons examiné certains d'entre-eux ; à l'exception d'un cas seulement, ceux-ci n'étaient pas segmentés.

Le Tableau VI nous donne les délais écoulés entre la mise en captivité et la ponte, pour les femelles dont les œufs ne sont pas restés attachés aux pléopodes, pour celles dont les œufs sont restés fixés, et enfin, pour les femelles qui ont été fécondées en captivité et dont les œufs ont tenu.

Nous voyons que :

1° Dans le cas des femelles dont les œufs n'ont pas été gardés, les délais entre la mise en élevage et la ponte ont été très longs, à une exception près.

2° Au contraire, les femelles qui ont gardé leurs œufs, ont eu, dans l'ensemble, des délais de captivité peu importants avant la ponte.

3° Lorsque les femelles sont fécondées en captivité, le délai de captivité n'influe pas sur la fixation des œufs.

B. — INTERVALLE DE TEMPS ENTRE LA PONTE ET LA MUE.

Lorsque les œufs ne se fixent pas, les femelles effectuent une mue prématurée, et ne repontent pas (Tableau VII). Deux femelles seulement ont effectué une deuxième ponte et les œufs ne se sont pas fixés.

Tableau VII.

Taille en mm	Disparition des œufs	Mue	Intervalle
13,0	10/5	8/6	29 jours
13,1	5/5	17/6	43 »
13,2	28/4	6/6	39 »
15,6	2/5	10/5	39 »
16,0	2/5	16/6	45 »
18,0	12/5	19/6	38 »

Nous avons vu (Tableau V) que la plupart des femelles ne commençaient à muer qu'à la fin de juillet ; or, chez les animaux perdant prématurément leurs œufs, la mue a lieu en juin avec cinq à six semaines d'avance.

HESS (1941) avait démontré chez *Crangon armillatus*, une liaison entre la mue et la fixation des œufs ; la mue se produisait plus rapidement lorsqu'on enlevait les œufs avant leur complet développement. De même, A. VEILLET et M. REYNIER (1953) ont trouvé, chez *Artemia salina*, une intermue plus courte chez les femelles dont les œufs non fécondés disparaissaient prématurément.

Cependant, le problème est ici différent car les femelles de *Pachygrapsus* ne muent pas entre leurs pontes. Or, dans le cas des femelles

dont les œufs ne tiennent pas, l'intervalle de temps compris entre la disparition des œufs et la mue, est beaucoup plus important (de 29 à 45 jours) que celui des femelles normales compris entre la dernière éclosion et la mue (6 à 18 jours pour les femelles dont la taille est inférieure à 20 mm). Dans le premier cas, la mue doit se préparer seulement après le départ des œufs, celui-ci étant en quelque sorte accidentel ; dans le deuxième cas, la mue est préparée avant la dernière éclosion.

En conclusion :

1) — Lorsque la femelle œuvée prépare la ponte suivante, la mue ne se produit pas. Tout se passe comme si la femelle mettait toutes ses réserves au service de la reproduction. Mais, quand la femelle incube sa dernière ponte, elle utilise ses réserves à préparer la mue suivante ; il y a préparation de la mue lors de la dernière incubation quand les ovaires ne se développent plus.

2) — Au contraire, si la femelle perd ses œufs dans les quelques jours qui suivent la ponte, elle ne pond généralement plus ; ses réserves passent au service de la mue ; mais celle-ci n'a pas pu se préparer, la perte des œufs suivant la ponte de quelques jours, parfois de quelques heures ; l'intervalle compris entre la perte des œufs et la mue est alors plus important que dans le premier cas.

IV. — Développement et premiers stades.

A. — VIE LARVAIRE.

Nous venons de voir que les premières éclosions ont lieu à la fin de mai ou au début de juin. Or, nous n'avons jamais trouvé les premières mégaloïdes avant juillet ; il s'écoule donc sept à huit semaines entre l'éclosion de la larve et la métamorphose de la mégaloïde.

Recherche des larves. — Nous avons effectué des prises de plancton, en particulier la nuit ; le filet à plancton a été traîné le long de la côte au pied du rocher de Monaco. Nous avons trouvé la plupart des larves dans les prises effectuées près du rivage ; on peut donc penser que les larves ne s'éparpillent guère et restent près de la côte.

Nous avons essayé de conserver les larves en élevage, mais nous nous sommes heurtée à de nombreuses difficultés ; en particulier, nous n'avons pas pu leur fournir une alimentation convenable ; LEBOUR (1927) a préconisé, pour nourrir

des larves de Crustacés Brachyours, des larves d'huîtres, de *Teredo* et de *Pomatosceros*. N'ayant pu nous en procurer, nous avons utilisé des larves d'*Artemia*. Les larves ont été conservées dans des bocaux dont l'eau était renouvelée deux fois par jour. Malgré toutes ces précautions, les larves sont mortes dans les deux jours qui ont suivi leur capture.

1) *Stades larvaires*. — Ils ont été décrits en 1890 par l'Italien CANO qui a trouvé cinq stades larvaires chez *Pachygrapsus marmoratus* dont deux stades de mégaloques (fig. 5). Malgré nos recherches, nous n'avons pas pu découvrir les stades C et D. Seuls, les deux stades zoé (stades A et B) et la dernière mégaloque (stade E) ont été trouvés. Le stade zoé A a été obtenu en élevage lorsque les œufs des femelles ovigères ont éclos ; ils ont été également recueillis dans le plancton ainsi que le stade B.

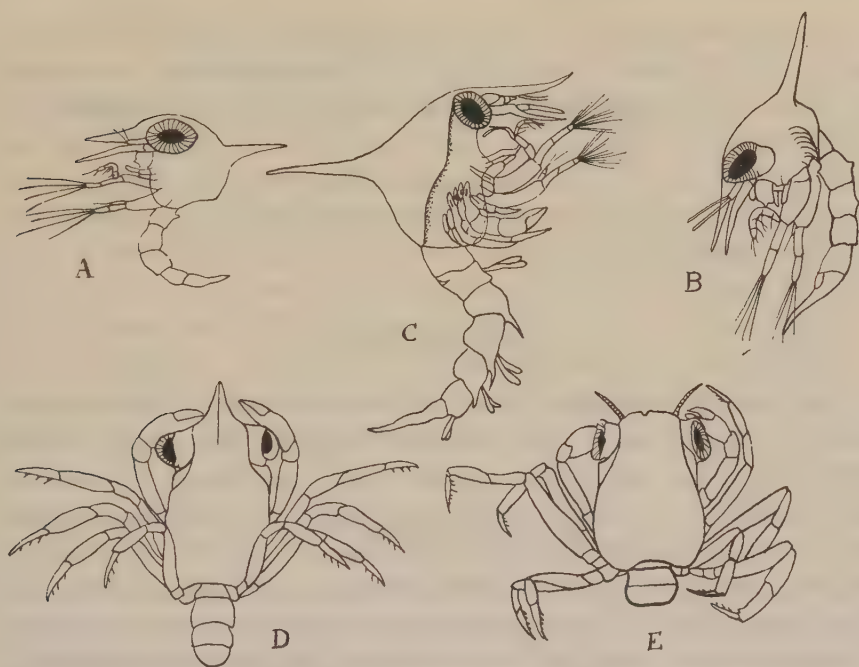


FIG. 5. — Développement larvaire d'après CANO. — A et B Stades Zoé ; — C Stade métazoé ; — D et E Stades mégaloque.

2) *Mégaloques*.

a) *Lieux de récolte*. — Les mégaloques ont été trouvées sur le rivage, mêlées aux jeunes Crabes avec lesquels elles vivent dans le petit gravier et les débris de posidonies. Les mégaloques que nous avons récoltées

se sont toutes métamorphosées dans les quelques heures qui ont suivi leur capture : il semble donc qu'elles n'arrivent au rivage qu'au moment de la métamorphose. Nous ne les avons cependant jamais trouvées dans les prises de plancton effectuées le long des côtes de Monaco.

b) *Epoque*. — En 1952, année particulièrement chaude, nous avons trouvé les mégaloques à la fin de juillet ; en 1953, il nous a fallu attendre le mois d'août pour les capturer. Nous avons toujours rencontré des mégaloques en septembre et une dans les premiers jours d'octobre mais nous n'en avons jamais décelé dans les mois qui suivent. Le nombre de mégaloques que nous avons pu récolter en été est trop limité (8 en 1952 et 8 en 1953) pour que nous puissions dire si la période des mégaloques est terminée en automne ¹.

c) *Taille des mégaloques*. — Elle est relativement grande et elle varie entre 2,5 et 3,3 mm ² ; les mégaloques se métamorphosent en donnant des Crabes légèrement plus petits, mais dont la taille reste proportionnelle à celle des mégaloques dont ils sont issus. Au premier stade, les petits Crabes ont donc des longueurs différentes et ce facteur influe certainement sur la diversité des tailles que nous avons trouvées et dont nous parlerons plus loin.

B. — PREMIERS STADES.

Nous avons trouvé les petits Crabes du premier et du deuxième stades en août et septembre. Ils sont plus rares en octobre, où l'on trouve des Crabes aux stades suivants. Mais il est curieux de constater qu'il est possible de capturer des petits Crabes du deuxième au quatrième stade en avril. Il est difficile d'expliquer ce fait. En effet, nous venons de voir que les femelles avaient une période déterminée de ponte ; nous n'avons jamais rencontré une femelle œuvée durant la période allant de la fin du mois d'août à la fin d'avril. Les petits Crabes que

1. En 1955 nous avons récolté des mégaloques dans les endroits suivants :

— Nous avons ramassé un certain nombre de mégaloques sur le trottoir d'algues situé sous le Musée Océanographique de Monaco ; elles y vivent cachées, soit dans les sacs de l'algue *Colpomenia sinuosa*, soit à l'abri des tiges inférieures des *Cystoseira*. Les petits Crabes du premier et du deuxième stade s'y trouvent aussi.

— Nous avons récolté également deux mégaloques dans les algues qui croissent sur la partie immergée des quais du port de Monaco. L'une d'entre elles a été récoltée le 14 octobre : c'est la mégaloque la plus tardive que nous ayons recueillie durant nos années de recherches.

Les mégaloques qui atteignent le rivage s'adaptent donc à la nature du terrain où elles échouent et y recherchent un endroit caché pour leur métamorphose (gravier ou algue suivant les cas).

2. Les carapaces des mégaloques ont été mesurées dans la partie médiane du céphalothorax.

nous trouvons au printemps sont donc issus de larves qui sont écloses au moins 8 mois auparavant.

Les mégaloques nées de ces larves se transforment-elles tardivement à l'automne, et restent-elles tout l'hiver sans effectuer de mues, ou bien, au contraire, se métamorphosent-elles seulement au printemps ? Il ne nous a pas été possible d'élucider la question car nous n'avons pas trouvé de mégaloques en octobre ni au printemps. Cependant, la première hypothèse nous semble plus vraisemblable.

Nous verrons plus loin l'importance de cette variabilité du développement dans l'étude de l'évolution des caractères sexuels externes.

CHAPITRE III.

CROISSANCE DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS*

Il est prouvé depuis longtemps que les Crabes augmentent de taille à chaque mue ; l'animal perd sa carapace, croît dans les quelques heures qui suivent et gardera sa nouvelle taille jusqu'à sa prochaine mue. En conséquence, deux facteurs interviennent dans la croissance du Crabe ; la fréquence des mues et le taux de croissance, c'est-à-dire, d'une part, le nombre de mues que l'animal effectue, et, d'autre part, l'augmentation de taille qu'il subit à chaque mue.

I. — Fréquence des mues.

La fréquence des mues est variable à l'intérieur d'une même espèce. La taille du Crabe, la température de l'eau de mer et l'abondance de l'alimentation semblent être les trois facteurs principaux déterminants.

Pour déterminer la fréquence des mues en fonction de ces trois facteurs, nous avons procédé de la façon suivante :

Nous avons élevé des animaux pendant plusieurs mois dans les conditions les plus proches de celles du milieu naturel : eau très courante, nourriture abondante. Tous les Crabes ont été gardés dans les mêmes conditions d'alimentation. Ces mêmes données valent également pour la détermination du taux de croissance (voir ci-dessous).

Les mues ont été recueillies quotidiennement, et l'intervalle de temps s'écoulant entre deux mues, pour le même animal, a été noté.

Mesure du céphalothorax.

Nous avons mesuré la longueur du céphalothorax dans sa partie médiane :

— soit avec un pied à coulisse, lorsque le Crabe avait une taille supérieure à 10 mm.

— soit lorsque la longueur du céphalothorax était comprise entre 5 et 10 mm, à l'aide d'une loupe binoculaire et d'une chambre claire projetant l'image de la carapace du Crabe sur une feuille de papier millimétré,

— soit à l'aide d'un microscope et d'un micromètre oculaire, lorsque la longueur de la carapace était inférieure à 5 mm.

Le Tableau VIII nous donne la variation de l'intermue en fonction, d'une part de l'époque, et d'autre part de la longueur du céphalothorax de l'animal.

Ce Tableau contient indifféremment les cycles d'intermue des mâles et des femelles ; nous n'avons pas tenu compte, pour celles-ci, de l'espace de temps qui s'écoule entre la mue préovigère et la mue postovigère. En dehors de cette période les délais d'intermue sont les mêmes dans les deux sexes.

Résultats.

Nous voyons que :

1° La durée de l'intermue est à la fois, fonction de la saison (donc de la température) et de la taille de l'animal. Cela confirme ce qui était connu depuis longtemps ; les mues sont d'autant plus fréquentes que l'animal est plus petit et que la température est plus élevée. Chez les *Natantia*, DRACH (1944) avait fait les mêmes observations et avait démontré que ces variations étaient causées par un allongement de la période C.

2° La durée de l'intermue est assez régulière pour les Crabes dont la taille est au-dessous de 12 mm ; elle est assez variable au-dessus de cette taille ; certains Crabes élevés dans les mêmes conditions de température et d'alimentation ont eu des intermues beaucoup plus longues que les autres Crabes de même taille. Cette augmentation des délais d'intermue peut atteindre le double des valeurs normales ; il ne semble

Tableau VIII. — INTERMUES EN FONCTION DE LA TAILLE ET DE LA TEMPÉRATURE.

	3-4 mm				4-5 mm				5-6 mm				6-7 mm				7-8 mm			
	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N
Mai.....	20	19	21	2	22	19	27	3	27	—	—	1	27	—	—	1	31	30	32	2
Juin					20	—	—	1	26	20	32	2	34	—	—	1				
Juillet									26	—	—	1	28	26	30	2	31,5	30	33	2
Août																	24,5	23	26	2
Septembre..	12	9	14	7	17	15	20	6	15	—	—	1								
Octobre ..	14	10	21	11	18	14	20	7	17,8	16	20	7	19,2	15	25	5	27	20	38	4
Novembre .					22,3	21	24	3	26	21	29	3	19,5	17	22	2	28	25	34	4
Décembre...									35	—	—	1	39	—	—	1				

	8-9 mm				9-10 mm				10-11 mm				11-12 mm				12-13 mm			
	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N
Mai	36,6	33	39	3	33	—	—	1	34	33	35	2	32	—	—	1	29	—	—	1
Juin	30	23	39	3					30	27	37	3					44	42	46	3
Juillet	30	23	39	3					30	27	37	3	36	—	—	1	32,6	31	35	3
Août	25,3	23	27	3	22	18	27	2	30	30	37	3	30	25	34	3	32,6	31	35	3
Septembre..					29	27	31	4	34	30	38	3	40	29	50	3	41	28	62	7
Octobre ...									35	30	38	3	46	29	50	3	44	41	47	2
Novembre .	29	25	33	2	33	32	34	2									46	42	50	3
Décembre...	33	—	—	1					51	—	—	1	66	—	—	1	80	—	—	1

my : moyenne des nombres trouvés — m : valeur minima trouvée — M : valeur maxima trouvée — N : nombre de mesures.

pas y avoir de règle : le même animal peut avoir des intermues allongées consécutivement ; ou bien, il peut effectuer plusieurs intermues de valeur normale, une intermue anormale et reprendre le rythme régulier.

Il ne paraît pas y avoir de raison apparente à ces variations ; nous avons vérifié qu'elles existent aussi bien chez les mâles que chez les femelles, chez les femelles pubères que chez les femelles impubères.

Nous avons voulu confirmer les résultats procurés par l'élevage par des données statistiques fournies par des animaux recueillis dans la nature ; en effet, étant en captivité, les Crabes pouvaient avoir un cycle de mue bouleversé, soit plus long, soit plus court. Nous avons, pour ce faire, récolté un grand nombre de Crabes dont la longueur du céphalothorax était comprise entre 10 et 20 mm, et nous avons noté chaque mois le nombre d'animaux qui avaient une carapace molle (ils avaient donc mué dans les quelques heures précédant la capture) ; nous avons ensuite établi le rapport entre les Crabes « mous » et la totalité des Crabes capturés et effectué ces pourcentages par sexe, car en mai, juin et juillet, les femelles sont ovigères et ne muent pas.

Mais cette méthode ne nous a pas donné de bons résultats ; en effet, les Crabes muent au rivage et ne regagnent pas la mer lorsque la température est peu élevée ; mais lorsque celle-ci est chaude, les Crabes regagnent l'eau aussitôt, craignant l'évaporation ; il est même possible que certains muent dans la mer et non dans les flaques du rivage. De ce fait, les pourcentages sont faussés et nous n'avons pas pu en tenir compte.

II. — Taux de croissance.

Nous avons pu déterminer l'augmentation de taille à chaque mue chez les animaux qui ont mué plusieurs fois en élevage ; ces mues classées dans l'ordre chronologique et soigneusement mesurées, nous ont permis d'obtenir le taux de croissance de chaque individu. Le Tableau IX nous donne la moyenne arithmétique des valeurs trouvées en fonction de la taille de l'animal. Nous n'avons pas indiqué l'influence de la température car elle nous a semblé nulle. (Pour une taille donnée, nous avons trouvé le même coefficient de croissance à différentes époques de l'année).

Résultats. — Le taux de croissance est faible. Les nombres maxima n'ont pas dépassé 1,20, nombre relativement faible comparativement à ceux qui ont été trouvés chez d'autres Brachyours. Le taux de croissance reste sensiblement égal chez les animaux ne dépassant pas 20 mm ; sa valeur moyenne s'abaisse ensuite légèrement.

Tableau IX. — TAUX DE CROISSANCE

Tailles en mm	Nombre de mesures	Coefficient minimum	Coefficient maximum	Coefficient moyen
4	8	111	117	114
5	4	110	121	115
6	10	112	121	117
7	6	111	120	115
8	11	112	120	116
9	6	108	119	114
10	11	111	120	115,5
11	4	109	115	113
12	7	113	120	116
13	8	110	120	114,5
14	4	113	118	114,6
15	1	114	114	114
16	4	112	113	112,5
17	4	111	114	113
18	3	111	115	112,5
19	1	109	109	109
20	5	107	118	112
21	—	—	—	—
22	—	—	—	—
23	—	—	—	—
24	2	105	106	105,5

Comparaison avec les taux de croissance d'animaux en liberté.

La captivité a-t-elle une influence sur le taux de croissance des animaux en élevage ? Pour le savoir, nous avons essayé de déterminer si le taux de croissance des animaux dans la nature était plus élevé.

Nous avons récolté des Crabes sur le point de muer ; DRACH (1939) a démontré que la captivité n'a aucune influence sur l'animal lorsque la mue s'effectue dans les deux jours qui suivent la capture, la mue étant préparée à l'avance. Nous avons donc mesuré les longueurs des céphalothorax des exuvies et des Crabes qui ont mué dans ces conditions ; nous avons pu ainsi calculer leur taux de croissance ; le Tableau X nous montre que la croissance des Crabes n'est pas différente en élevage ou dans la nature.

Tableau X. — TAUX DE CROISSANCE DANS LA NATURE.

Taille de l'exuvie	Taille du Crabe	Capture	Mue	Intervalle	Coefficient
8,3 mm	9,7 mm	10/4	10/4	0 jour	116
9,4 »	10,9 »	19/3	20/3	1 »	115
8,9 »	9,9 »	23/4	25/4	2 »	111
19,8 »	22,0 »	14/4	17/4	3 »	111
6,4 »	7,5 »	22/3	25/3	3 »	117

Variation du taux de croissance pour un même animal.

Plusieurs animaux capturés au printemps ont vécu jusqu'à la fin de l'hiver ; ils ont effectué plusieurs mues, et, à chaque intermue, leur taux de croissance a été calculé (Tableau XI).

Tableau XI. — COEFFICIENTS SUCCESSIFS POUR UN MÊME ANIMAL.

	Taille initiale	Coefficients successifs	Taille terminale
1 ^{er} animal	3,96 mm	117-120-120-120-120	11,4 mm
2 ^e »	4,60 »	120-121-119	7,95 »
3 ^e »	7,58 »	108-112-109-113	11,2 »
4 ^e »	7,95 »	115-116-115	12,1 »
5 ^e »	8,70 »	113-109-113-114-114	16,1 »

Il résulte de ces observations que le taux de croissance varie peu pour un même animal. Lorsqu'un Crabe, à une intermue, a un coefficient de croissance élevé (ou faible), il continue, aux intermues suivantes, à garder un coefficient élevé (ou faible) voisin du premier. Cependant, ce n'est pas une règle générale.

Liaison possible entre le coefficient de croissance et le nombre de mues.

Nous venons de voir que le coefficient de croissance était un facteur très variable d'un animal à l'autre ainsi que la fréquence des mues.

Nous nous sommes posée la question de savoir s'il existait une relation entre ces deux facteurs ; autrement dit, si un animal qui avait un taux de croissance faible, muait fréquemment, et si un animal dont le taux de croissance était élevé avait de longues intermues.

Nous n'avons trouvé aucune liaison entre les deux facteurs. Nous avons rencontré des Crabes qui mueaient peu souvent avec un taux de croissance faible, et d'autres, au contraire, ayant un rythme de mue plus rapide dont le coefficient de croissance était très fort.

En conclusion, la croissance est faible et elle est essentiellement variable d'un individu à l'autre ; ce doit être en partie pour cette raison que nous avons trouvé en toute saison des Crabes de diverses tailles, et cela malgré l'époque déterminée de la reproduction ; il s'y ajoute d'autres facteurs que nous avons déjà notés et que nous allons rappeler.

III. — Développement approximatif du Crabe en fonction du temps.

Si nous résumons la vie du Crabe, nous constatons que, dès le premier stade, sa taille est variable suivant que la mégaloïpe dont il est issu a une taille plus ou moins grande. De plus :

A) s'il éclôt à la fin de juillet ou au moins d'août, il mue plusieurs fois avant l'hiver, et il atteint en décembre une taille comprise entre 5 et 8 mm ; il est probable qu'il ne mue guère jusqu'en mars où il recommence sa croissance ; il atteindra à l'automne suivant (il est âgé alors de plus d'un an) une taille de 12 à 16 mm.

Exemples :

A l'automne :

1°	18/9 3,44 mm	5/10 3,91 mm	23/10 4,49 mm	21/11 5,30 mm
2°	14/9 4,80 mm	29/9 5,49 mm	14/10 6,28 mm	1/11 7,23 mm

Au printemps, il recommence sa croissance ¹.

1°	17/4 7,10 mm	26/5 8,21 mm	26/6 9,20 mm	24/7 10,2 mm	19/9 11,8 mm	23/11 13,4 mm
2°	4/5 9,60 mm	12/6 11,0 mm	23/8 12,1 mm	9/10 14,0 mm	18/12 15,9 mm	
3°	23/6 7,70 mm	12/7 9,20 mm	6/8 10,1 mm	3/9 12,0 mm	4/10 13,9 mm	

1. N'ayant pas effectué d'élevage suivi pendant la saison d'hiver, les animaux qui ont fourni les exemples du printemps ne sont pas ceux que nous avions élevés à l'automne précédent.

B) s'il ne recommence à muer qu'au printemps suivant, il atteindra de 9 à 11 mm à l'automne. Il aura donc un certain retard sur les Crabes du premier cas ¹.

1° 25/4	14/5	3/6	9/7	26/7	23/8	26/9
4,25 mm	5,08 mm	5,80 mm	6,64 mm	7,80 mm	9,00 mm	10,1 mm
2° 5/5	8/6	11/7	6/8	2/9	2/10	4/12
4,76 mm	5,58 mm	6,41 mm	7,37 mm	8,31 mm	9,47 mm	10,8 mm
3° 23/5	11/6	19/7	4/8	22/8	29/9	16/11
4,09 mm	4,71 mm	5,40 mm	6,21 mm	7,07 mm	8,13 mm	9,26 mm

Si on ajoute à cette diversité du développement la variation rencontrée dans la croissance, il n'est nullement étonnant que nous ayons trouvé en toute saison des Crabes de tailles très variables.

Lorsque les femelles ont atteint la puberté et qu'elles pondent, elles restent plusieurs mois sans muer ; pendant ce temps, les mâles de la même taille continuent à muer. Ils sont donc chaque année en avance d'une ou plusieurs mues (suivant leur taille) sur les femelles.

Exemples :

1° 4/6	4/8	2° 16/6	18/8	3° 21/6	5/8
14,3 mm	16,2 mm	13,0 mm	14,6 mm	13,5 mm	15,1 mm

Lorsque la période de ponte est terminée, les femelles muent généralement deux fois avant l'hiver ; les mâles muent également au même rythme :

Exemples pour les femelles :

1° 25/8	22/9	2° 26/8	4/11	3° 31/8	5/11
17,5 mm	18,9 mm	7,90 mm	20,0 mm	22,9 mm	24,3 mm

Exemples pour les mâles :

1° 12/8	15/10	2° 26/8	12/10	3° 4/8	12/10
14,9 mm	17,1 mm	14,7 mm	16,2 mm	23,8 mm	25,3 mm

En résumé, quand les animaux atteignent au maximum 15 mm, ils sont âgés au plus d'un an et il n'atteindront 20 mm qu'à l'âge de deux ans ; lorsqu'ils ont dépassé cette taille, le taux de croissance et le rythme des mues sont moins forts et la croissance est encore plus faible.

1. Le retard est en partie comblé par le nombre de mues plus important qu'effectuent les animaux de la deuxième catégorie ; leur taille étant moins grande, ils muent plus souvent que les animaux de la première catégorie.

CHAPITRE IV.

SEXUALITÉ

Il existe chez les mâles et les femelles des Décapodes Brachyours des différences morphologiques ; ces caractères distinctifs ont été appelés « caractères sexuels externes », en opposition aux caractères sexuels internes, c'est-à-dire aux glandes génitales et au tractus génital.

Les caractères sexuels externes apparaissent au cours des premiers stades. Chez le mâle, ils sont acquis très tôt ; chez la femelle, ils évoluent lentement jusqu'à l'âge adulte ; ils se transforment alors brusquement lors d'une mue appelée « mue de puberté » ; les caractères sont alors définitifs et permanents, la femelle est adulte.

Cependant, chez *Pachygrapsus marmoratus*, le développement des caractères sexuels des femelles est beaucoup plus complexe. Ils s'ébauchent chez les femelles juvéniles comme chez les femelles des autres Brachyours ; il existe également une mue de puberté (nous étudierons ce phénomène plus loin). Mais certains caractères des femelles adultes ne sont pas définitifs ; ils sont sujets à des modifications saisonnières, d'où le nom de caractères sexuels périodiques qui leur a été donné (SOLLAUD 1922).

Dans ce chapitre nous étudierons d'abord le dimorphisme sexuel chez les adultes ainsi que les variations cycliques de certains caractères chez les femelles pubères. Nous essaierons ensuite de suivre l'évolution des caractères sexuels externes chez les jeunes Crabes, depuis les premiers stades jusqu'à la puberté.

I. — Caractères sexuels externes des adultes.

A. — SEX-RATIO.

Mâles et femelles ont été récoltés pendant plusieurs mois ; leur nombre paraît sensiblement égal ; sur 1488 animaux récoltés en deux mois, nous avons trouvé 711 mâles et 777 femelles.

B. — DESCRIPTION.

En 1933, Ch. PÉREZ a décrit les caractères sexuels externes des adultes de *Pachygrapsus marmoratus* ; d'après son étude, que nous confirmons, nous en donnons cette brève description.

1^o *Céphalothorax*.

La face dorsale ne semble pas différente d'un sexe à l'autre. Chez le mâle, la face ventrale est creusée d'une cavité profonde, de forme triangulaire, dans laquelle s'encastre l'abdomen. La cavité n'existe pas chez la femelle adulte ; le plastron thoracique tout entier est légèrement concave. PÉREZ a signalé la forme du plastron ouvert à 83° et garni de soies plumeuses assez grandes ; l'angle du plastron mâle n'étant que de 63° seulement, et n'étant orné que de petites soies. Il a également noté les villosités laineuses situées en avant du sommet chez la femelle, et les courtes soies rares existant chez le mâle. De plus, il existe chez celui-ci deux soies aciculaires situées sur le sternite correspondant à la deuxième patte.

Les boutons thoraciques servant à l'accrochage de l'abdomen, qui sont visibles chez le mâle et la femelle impubère, sont situés sur le cinquième sternite ; ils ne sont généralement pas visibles chez les femelles adultes.

Les orifices génitaux mâles sont situés sur le huitième sternite, et non plus sur la coxa de la cinquième paire de pattes thoraciques, comme c'est le cas chez les *Cyclométopes*. Les orifices génitaux femelles sont situés sur une légère protubérance calcifiée et se trouvent sur le sixième segment thoracique.

Appendices. — Dans les deux sexes, les chélipèdes sont subégaux. Chez le mâle, les pinces sont légèrement plus fortes. Pour une longueur du céphalothorax atteignant 20 mm, les pinces du mâle sont de 12, 5 mm, tandis que celles de la femelle ne dépassent pas 9,5 mm.

2^o *Abdomen*.

L'abdomen du mâle est très étroit, de forme triangulaire (fig. 6) ; il se loge dans la cavité thoracique. Chez la femelle (fig. 7), il est très



FIG. 6. — Mâle de *Pachygrapsus marmoratus* (face ventrale).



FIG. 7. — Femelle de *Pachygrapsus marmoratus* (face ventrale).

large et recouvre à peu près entièrement le plastron thoracique. Les segments sont presque égaux : le rapport de la longueur du troisième segment à celle du sixième est compris entre 1,05 et 1,25 chez la femelle adulte. Chez le mâle, ce rapport est compris entre 2,15 et 2,25.

De même, l'abdomen est beaucoup plus long chez les femelles ; la longueur du céphalothorax rapportée à celle de l'abdomen est de 1,20 pour les femelles tandis qu'elle atteint 1,50 chez les mâles.

Les différents segments de l'abdomen sont libres chez la femelle. Chez les mâles, comme chez tous les *Grapsidae*, les segments 3 à 6 sont ankilosés sans être complètement soudés.

Les mâles portent sur la face ventrale de leur abdomen deux dépressions correspondant aux boutons thoraciques.

Bordures de soies. — Chez les mâles, l'abdomen est bordé de soies plumeuses extrêmement courtes ; des soies aciculaires y sont parsemées. Chez la femelle adulte, l'abdomen est garni de soies plumeuses, longues et très denses. Il existe de plus sur chaque segment de l'abdomen des femelles deux soies aciculaires (elles n'apparaissent pas toujours sur le sixième segment), et quelques-unes dans la bordure du telson.

Chez les mâles, ces deux soies existent également, sauf sur le sixième segment et dans la bordure du telson où elles n'apparaissent jamais.

Appendices. — Chez le mâle, il subsiste deux paires d'appendices sur le premier et le deuxième segment. L'appendice I, très important, est constitué par une tige calcifiée traversée par le pénis ; il se termine par un mamelon de couleur brunâtre garni de soies nombreuses. Les deux appendices I sont reliés par un pont fortement calcifié. L'appen-

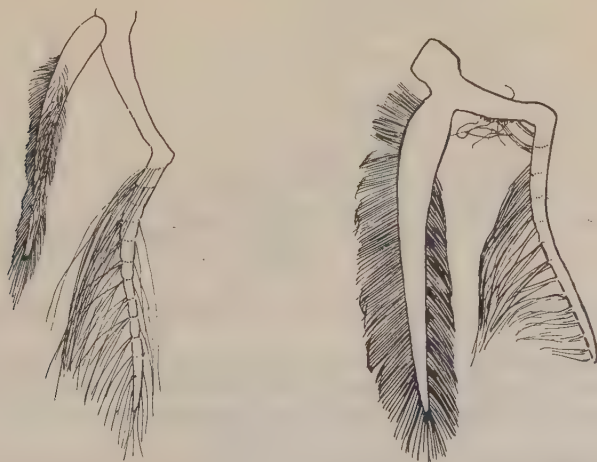


FIG. 8. — Pléopodes des femelles ($\times 4$). — a, pléopode II. — b, pléopode III.

dice II est de dimensions beaucoup plus réduites ; il se loge dans une invagination située sur le côté interne du premier appendice.

Il existe chez les femelles quatre paires d'appendices biramés portées par les segments II, III, IV et V. L'endopodite, dirigé vers le plan médian, est articulé et porte à chaque articulation un verticille de soies lisses ; l'exopodite s'écarte à sa base de l'endopodite et s'arque ensuite vers l'intérieur ; il est de forme aplatie et bordé de soies plumeuses. La première paire d'appendices est légèrement différente des trois autres : son exopodite moins courbé, plus court, est entièrement recouvert de soies (fig. 8) ; les trois autres paires sont semblables entre elles, mais de grandeurs décroissantes.

II. — Caractères sexuels périodiques.

Nous venons de décrire les caractères sexuels des femelles adultes. Mais en fait il existe deux formes adultes ; la forme normale que pos-

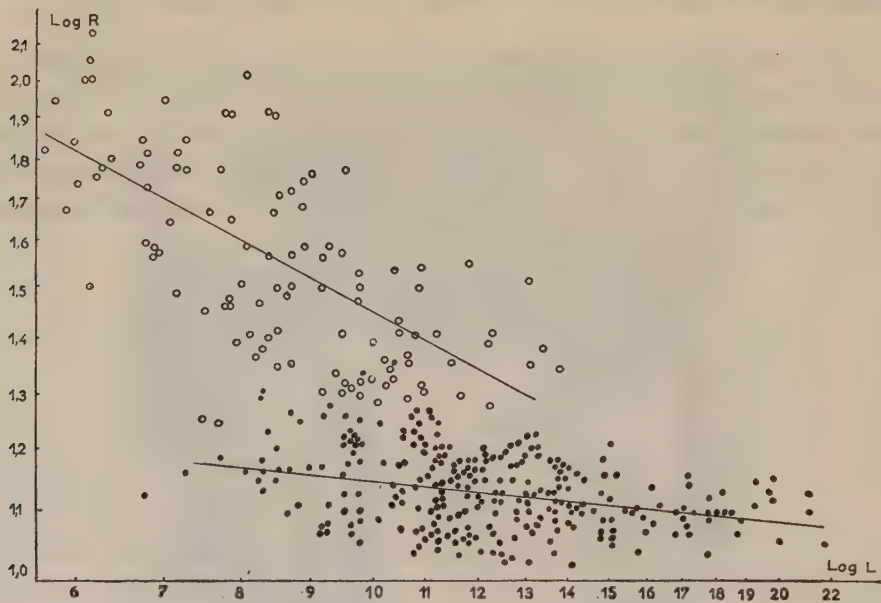


FIG. 9. — Variations de R (rapport de la longueur du 3^e segment à celle du 6^e segment) en fonction de la longueur du céphalothorax L, chez les femelles pubères et impubères au printemps.

Équation de la droite de régression correspondant aux femelles pubères :

$$y = -0,22 x - 0,76$$

Équation de la droite de régression correspondant aux femelles impubères :

$$y = -1,08 x - 1,80$$

(● = femelles pubères ; ○ = femelles impubères).

sèdent les femelles en dehors de l'époque de reproduction, et la forme ovigère. Celle-ci diffère de la première par certains caractères ; ce sont des caractères temporaires qui sont soumis à des variations morphologiques ; ils ont été appelés « périodiques » par opposition aux caractères « permanents » qui, lorsqu'ils apparaissent, sont acquis définitivement.

A. — ÉVOLUTION DES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES DES FEMELLES ADULTES.

En effectuant une étude statistique sur plusieurs centaines de femelles nous avons constaté que leur abdomen était sujet à des variations morphologiques suivant la saison où ces phénomènes étaient observés.

Nous avons récolté des femelles pubères et impubères au printemps

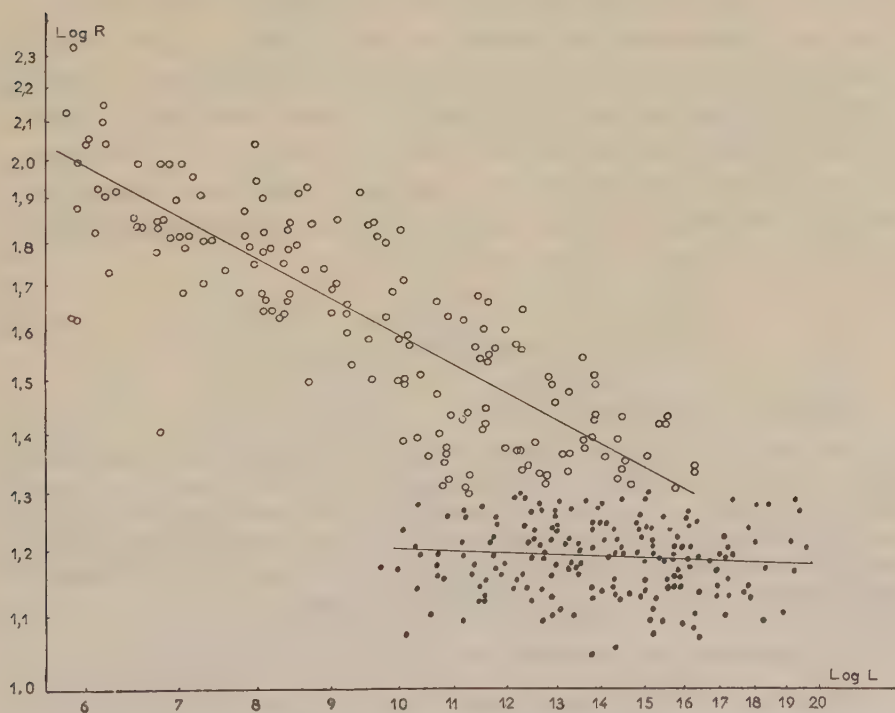


FIG. 10. — Variations du rapport R en fonction de la longueur du céphalothorax L chez les femelles pubères et impubères à l'automne.

Équation de la droite de régression correspondant aux femelles pubères :

$$y = -0,045 x + 1,01$$

Équation de la droite de régression correspondant aux femelles impubères :

$$y = -1,05 x + 0,14.$$

(● = femelles pubères ; ○ = femelles impubères).

et à l'automne ; nous avons mesuré la longueur du céphalothorax suivant les méthodes décrites plus haut (voir p. 126), nous avons calculé le rapport R des longueurs du troisième segment et du sixième segment. Chaque valeur de R trouvée a été portée sur un graphique en fonction de la longueur L du céphalothorax. La figure 9 nous donne les points correspondants à la féminisation des femelles au printemps ; la figure 10 ceux qui correspondent à la féminisation des femelles à l'automne.

A l'aide de ces points, nous avons tracé les droites de régression qui leur correspondent ; elles ont été calculées suivant la méthode classique de calcul statistique ; les points sont assez dispersés, mais ils forment cependant des nuages suffisamment homogènes pour que les droites de régression obtenues en donnent une bonne représentation.

Nous voyons que la féminisation des femelles pubères et impubères n'est pas semblable au printemps et en automne. Nous étudierons plus loin la féminisation des femelles impubères ; dans le cas des femelles pubères, les points qui leur correspondent ont des valeurs de R plus faibles sur la figure 9 que sur la figure 10 ; il en résulte que la féminisation de l'abdomen est plus accentuée au printemps qu'à l'automne. L'observation de ces figures nous a amenée à effectuer l'élevage systématique des femelles adultes afin de suivre durant plusieurs saisons l'évolution de leurs caractères sexuels externes.

B. — DESCRIPTION DES CARACTÈRES.

Élevage des femelles adultes.

Nous avons capturé et mis en élevage au début du printemps un certain nombre de femelles pubères et nous les avons gardées jusqu'à l'hiver, c'est-à-dire plusieurs mois après la fin de la période de reproduction. Les femelles ont donc effectué un cycle complet. Elles ont été choisies de taille relativement grande et l'abdomen avait la forme adulte que nous avons décrite ; par conséquent, ces femelles n'ont pas pu être confondues avec des femelles prépubères.

1) *Apparition des caractères périodiques.*

Dans une période de temps assez vaste comprenant la fin de l'hiver et le début du printemps (fin février, mars et avril), les femelles effectuent une mue ; à cette mue (la dernière avant la ponte), les femelles acquièrent des caractères spéciaux (fig. 11 *a* et 12).

Avant la mue, l'abdomen très large recouvre en grande partie le plastron thoracique ; le rapport R est environ de 1,20 à 1,25 ; les seg-

ments III, IV, V et VI de l'abdomen, qui sont déjà de grandes dimensions, ont cependant des longueurs décroissantes. Après la mue de printemps, le rapport R_1 , devenu R_2 , diminue pour atteindre des valeurs comprises

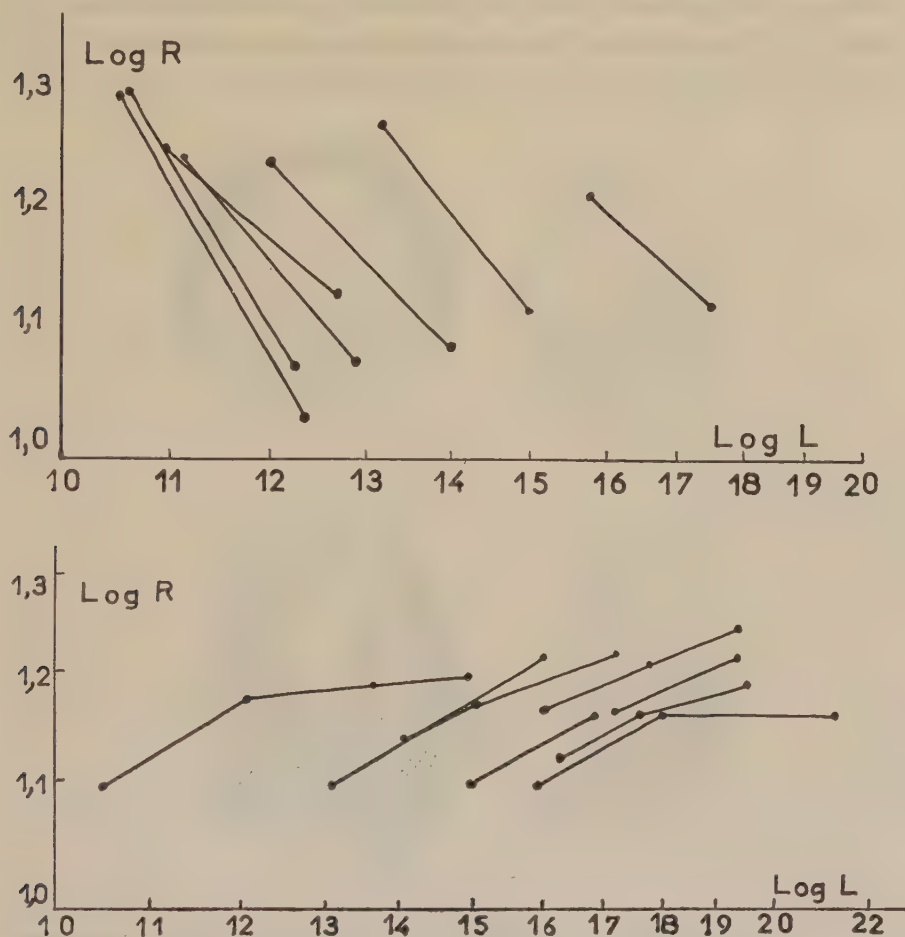


FIG. 11. — *a.* Diminution au printemps du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax chez les femelles pubères en élevage.

b. Augmentation en été du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax chez les femelles pubères en élevage.

entre 1,03 et 1,15 ; de même, les segments deviennent subégaux ; la longueur du quatrième segment est même plus forte que celle du troisième, le cinquième segment est à peu près égal au troisième.

Les soies qui bordent l'abdomen se modifient également. Leur nombre reste sensiblement le même, mais elles s'allongent considérablement et

leur épaisseur augmente ; les barbes de soies s'enchevêtrent les unes dans les autres.

Les pléopodes subissent aussi une transformation ; les soies plumeuses s'allongent, s'épaississent ainsi que leurs barbes ; les pléopodes s'arquent davantage. Leurs endopodites ne subissent pas de changement notable, sauf une légère augmentation de la longueur des soies.

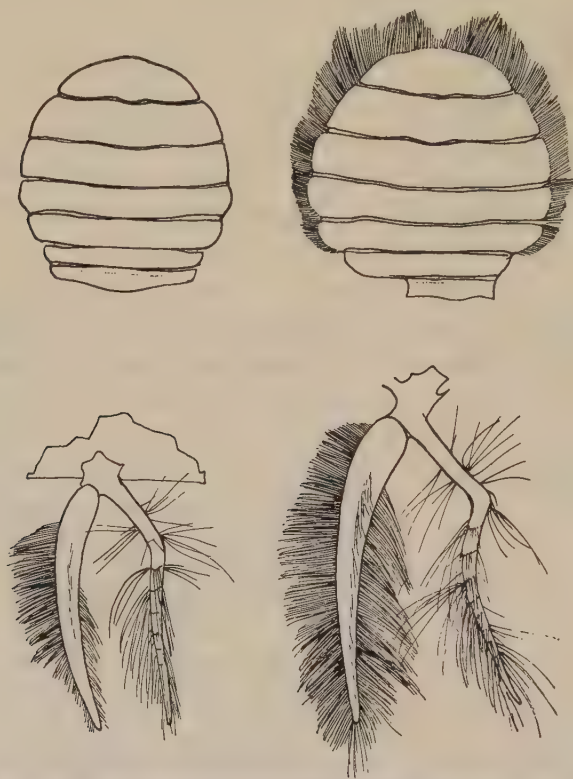


FIG. 12. — Apparition des caractères sexuels périodiques au printemps : augmentation de la pilosité.
a. augmentation de la bordure de soies de l'abdomen.
b. augmentation des soies de l'exopodite des pléopodes.

2) Régression des caractères périodiques.

Durant toute la période de ponte les femelles ovigères ne muent pas ; elles gardent donc leurs caractères sexuels périodiques. Puis, durant les mois d'août et de septembre (après la dernière éclosion), les femelles muent à nouveau ; elles abandonnent alors les caractères sexuels que nous venons de décrire (fig. 11 *b* et 13).

Les dimensions de l'abdomen régressent légèrement ; en particulier, la longueur des segments IV, V et VI diminue ; le rapport de féminisation augmente à nouveau : soit R_3 le nouveau rapport : il atteint de 1,15 à 1,22 et reste très légèrement inférieur, pour une femelle donnée, à R_1 (rapport des segments au printemps). Les soies qui bordent l'abdomen reprennent leurs dimensions primitives, ainsi que les soies de l'exo-

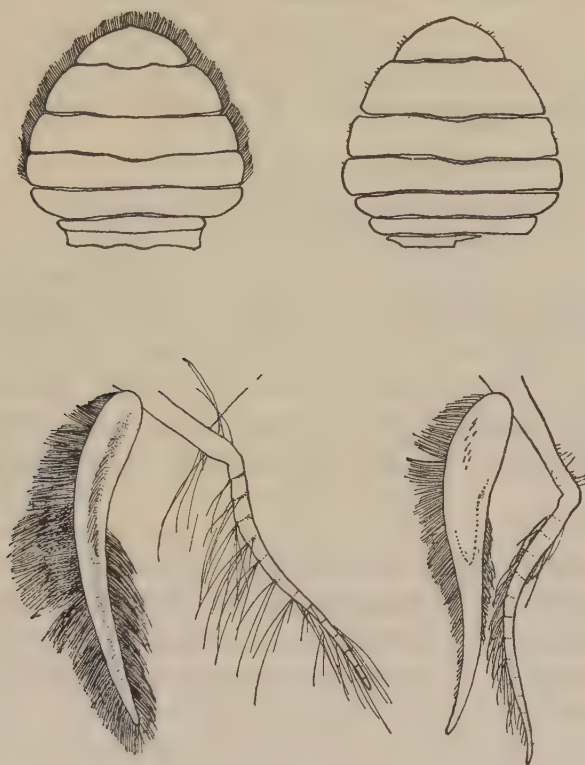


FIG. 13. — Disparition des caractères sexuels périodiques à la fin de l'été : diminution de la pilosité.
 a. diminution de la bordure de soies de l'abdomen.
 b. diminution des soies de l'exopodite des pléopodes.

podite. Celui-ci, moins arqué, se rapproche de l'endopodite dont les soies gardent sensiblement la même longueur.

Lors des mues suivantes, les femelles garderont le même aspect. Elles acquerront à nouveau les caractères sexuels périodiques à la mue du printemps suivant.

C. — VARIATIONS DES CARACTÈRES SEXUELS PÉRIODIQUES
EN RAPPORT AVEC L'ÂGE DE LA FEMELLE.

1) *Epoque de la mue de printemps.*

Lorsque la femelle effectue sa première année de ponte, ses caractères sexuels périodiques apparaissent généralement plus tard dans la saison, au mois d'avril et parfois même au mois de mai. Au contraire, lorsqu'elle a déjà pondu les années précédentes, elle acquiert ses caractères périodiques au mois de février ou au mois de mars.

2) *Variations morphologiques.*

La taille de la femelle intervient également dans les modifications saisonnières de ses caractères sexuels.

Lorsqu'elle est très petite (environ 8 mm), l'élargissement est moins fort à la mue de printemps ; par contre, à la mue d'été, ses caractères sexuels périodiques disparaissent très nettement. Ce n'est pas le cas des femelles de grande taille. A cette mue, leurs caractères sexuels périodiques régressent, mais la différence entre les caractères sexuels de la période ovigère et ceux de la période de repos s'atténue.

En effet, soit :

R_1 le rapport des segments III à VI avant la mue de printemps,

R_2 le rapport des mêmes segments à la mue de printemps,

R_3 le rapport des mêmes segments à la mue d'été.

Pour une femelle, R_1 et R_3 sont supérieurs à R_2 , mais R_3 est toujours inférieur à R_1 .

Exemple :

Tableau XII.

Tailles en mm	R_1	Tailles en mm	R_2	Tailles en mm	R_3
15,5	1,28	17,5	1,16	19,2	1,21
16,0	1,28	17,9	1,14	19,3	1,24
12,0	1,30	14,0	1,14	16,0	1,21

En conséquence, chez une femelle donnée, les caractères périodiques s'atténuent à chaque cycle qu'elle effectue. Lorsqu'elle a pondu plusieurs

années consécutives, ses caractères périodiques vont tendre vers un état permanent sans cependant y parvenir complètement ; la forme de l'abdomen en particulier subira des modifications de moins en moins importantes, R_1 et R_3 se rapprochant de R_2 qui reste à peu près constant.

D. — COMPARAISON AVEC LES AUTRES BRACHYOURES.

Jusqu'ici, aucun cycle de caractères sexuels n'a été signalé chez les Brachyours, même chez des espèces très voisines du *Pachygrapsus marmoratus*. Mais il est possible qu'un examen plus approfondi les fasse découvrir. Dans son étude sur *Pachygrapsus crassipes*, HIATT (1948) a publié deux photos de femelles : l'une, ovigère, présente les mêmes caractères que les femelles œuvées de *Pachygrapsus marmoratus*, l'autre qui paraît être adulte est semblable aux femelles en période de repos sexuel de l'espèce que nous étudions. Chez *Eriocheir sinensis*, HOESTLANDT (1948) a observé que la puberté n'était caractérisée que par l'élargissement de l'abdomen et la bordure de longues soies. Or, ces caractères sont ceux qui, chez le *Pachygrapsus marmoratus*, présentent un cycle périodique, et dont la première apparition constitue, comme nous le verrons plus loin, la mue de puberté.

Il est possible également que chez les Brachyours certains caractères, périodiques à l'origine, soient devenus permanents chez certaines espèces. Nous verrons plus loin (troisième partie, p. 249) que l'ablation des pédoncules oculaires provoque la régression des mêmes caractères sexuels chez les femelles de *Carcinus maenas* et de *Pachygrapsus marmoratus* ; or, ces caractères sont permanents dans la première espèce, périodiques dans la seconde. Il ne semble donc pas y avoir de différences fondamentales entre les caractères qui sont permanents chez certaines espèces et périodiques chez les autres. Chez les *Natantia*, SOLLAUD (1922) d'une part, et L. NOUVEL (1932) d'autre part, étaient arrivés aux mêmes conclusions. En étudiant certaines espèces présentant des caractères périodiques, ils ont pensé que, dans une espèce donnée, les caractères périodiques pouvaient tendre à devenir permanents ; ils ont également constaté que les mêmes caractères périodiques dans certaines espèces pouvaient être permanents chez des espèces très voisines. Ils en ont conclu qu'il n'y avait pas une différence de nature entre les caractères sexuels périodiques et permanents

E. — ÉTUDE DES CARACTÈRES SEXUELS PÉRIODIQUES
DE DIFFÉRENTS CRUSTACÉS ET DE LEURS RELATIONS
AVEC LE CYCLE DE LA REPRODUCTION.

Chez les Leptostracées, et en particulier chez *Nebalia*, CLAUS (1888) a décrit les soies plus longues qui apparaissent sur les pattes des femelles en période de reproduction et qui disparaissent à la fin de cette période.

Chez les Isopodes, la périodicité de certains caractères sexuels a été remarquée depuis longtemps. VANDEL (1924), HAEMMERLI-BOVERI (1926) M. L. BALESDENT-MARQUET (1954-1955) ont observé un développement des oostégites à la mue précédant la ponte, suivi d'une régression de ces organes à la fin de la période de reproduction. Des expériences d'irradiation ont été effectuées par ces deux derniers auteurs. Récemment, M. L. BALESDENT-MARQUET a conclu de ses expériences que les caractères sexuels temporaires étaient indépendants de la vitellogénèse et que le cycle de ces deux phénomènes, se produisant simultanément, devait dépendre d'un ou de plusieurs facteurs communs.

D'intéressantes expériences ont été également faites sur les Amphipodes : la castration par irradiation (M. L. LEROUX-LEGUEUX 1933) et la castration chirurgicale ainsi que des greffes d'ovaires (H. CHARNIAUX-COTTON 1953-1954-1955) ont pu être effectuées ; la castration entraîne la suppression des soies ovigères des oostégites, et les greffes effectuées sur des femelles castrées suffisent à faire apparaître ces soies. Une relation directe entre la présence des caractères sexuels périodiques et la maturation des gonades, principalement liée à la vitellogénèse, a ainsi été démontrée chez les Amphipodes.

Chez les Décapodes, les *Natantia* présentent également des caractères sexuels à apparition cyclique ; des observations ont été faites sur certains Palaemonides par SOLLAUD (1922), GURNEY (1924), HÖGLUND (1943), sur *Hyppolite*, *Lyasmata* et *Nika* par L. NOUVEL (1932), sur *Periclymenes* et *Processa* par J. H. HELDT (1948).

SOLLAUD en particulier a observé qu'à la mue précédant immédiatement la ponte, il apparaissait chez les Palaemonidés un revêtement de petites soies simples sur la partie postérieure du dernier péronite, sur la face ventrale du quatrième pléonite ainsi que sur les trois premiers pléonites ; à la mue qui suit la période de reproduction, les soies sont rejetées et ne sont pas renouvelées aux mues suivantes.

Dans la classe des Reptantia, l'existence des caractères sexuels périodiques a été rarement observée. Signalons cependant le cas des mâles de l'Écrevisse *Cambarus immunis*. Chez cet animal, les appendices copulateurs des mâles présentent des caractères fonctionnels à la saison de la reproduction seulement ; en dehors de cette période, ils reprennent une forme non fonctionnelle. SCUDAMORE (1948) a observé que l'apparition des caractères cycliques coïncidait avec la maturation des gonades.

En conclusion : lorsque des caractères sexuels existent dans une espèce sous une forme temporaire, leur cycle est toujours lié à celui du développement des gonades.

F. — RELATIONS POSSIBLES ENTRE LA PRÉSENCE DES CARACTÈRES SEXUELS PÉRIODIQUES ET LA MATURATION DES GONADES
CHEZ *Pachygrapsus marmoratus*.

Il existe un parallélisme évident entre la maturation des gonades et la présence des caractères sexuels périodiques chez *Pachygrapsus marmoratus* ; ils apparaissent à la mue qui précède la ponte et disparaissent à la mue que nous avons appelée postovigère.

Afin de déterminer plus étroitement la liaison entre les deux phénomènes, nous avons disséqué un certain nombre de femelles à l'époque où les caractères sexuels périodiques apparaissent ; les unes ont été disséquées dès qu'elles avaient effectué leur mue préovigère ; les autres ont été disséquées sans que nous sachions depuis combien de temps les caractères sexuels périodiques étaient apparus ; mais les dissections ayant été faites entre le premier et le 15 mars, ces caractères n'avaient pu apparaître que depuis peu de temps (Tableau XIII).

Le Tableau XIII nous montre que le développement des gonades a lieu à l'époque où apparaissent les caractères périodiques, mais que l'un des phénomènes peut se produire avant l'autre sans qu'il y ait un ordre déterminé dans leur apparition. A première vue, la présence des caractères sexuels périodiques ne semble donc pas être la conséquence d'un certain état des ovaires, ceux-ci étant à différents degrés de maturité, lorsque les caractères sexuels périodiques apparaissent.

En septembre, nous avons également disséqué des femelles dont les caractères périodiques avaient régressé : les glandes génitales étaient alors en repos.

Tableau XIII. — ÉTAT DES GONADES¹.

Taille en mm	R	État des gonades	Taille en mm	R	État des gonades
22,1	1,14	+	18,5	1,15	+
24,1	1,02	+	18,4	1,16	+
24,1	1,09	+	18,3	1,13	—
20,9	1,13	+	18,0	1,18	—
19,3	1,16	+	17,9	1,06	+
18,8	1,03	+	16,0	1,09	+
18,5	1,15	—	15,0	1,17	+

+ gonades en développement.

— gonades non développées.

Cas des femelles dont les œufs ne sont pas restés fixés aux pléopodes.

Nous avons vu (page 119) que certaines femelles n'avaient pas gardé leurs œufs et qu'elles avaient mué prématurément. Dans ce cas, la plupart des femelles perdent en partie leurs caractères sexuels périodiques un ou deux mois avant la période normale.

Les caractères sexuels périodiques apparaissent donc au moment où se produit la période de reproduction. Les femelles ne muant pas durant toute la période de la ponte gardent leurs caractères périodiques jusqu'à la mue postovigère ; lorsque, pour une raison quelconque, les femelles muent prématurément, leurs caractères périodiques régressent en partie.

III. — Évolution des caractères sexuels externes.

La puberté, c'est-à-dire la faculté pour les êtres vivants de se reproduire, se dissocie en deux phénomènes : maturation des gonades et apparition des caractères sexuels externes. Ceux-ci ont été longtemps appelés caractères sexuels secondaires, car on avait pensé qu'ils étaient une manifestation «secondaire » de la maturité sexuelle sous la dépendance d'une hormone sécrétée par les gonades. Il en est ainsi chez les Vertébrés, mais cette dépendance des caractères sexuels externes vis-à-vis-

1. Nous avons considéré qu'il y avait développement des gonades lorsque celles-ci apparaissent légèrement colorées, c'est-à-dire au début de la vitellogénèse.

des glandes génitales, n'a pas été prouvée chez les invertébrés, et en particulier chez les Crustacés Brachyours.

En effet, on n'a jamais trouvé chez ces animaux de tissu sécréteur dans les gonades. De plus, les caractères externes ne se différencient pas uniquement au moment de la maturité sexuelle. Comme nous l'avons signalé, ils se forment en deux temps ; certains évoluent des premiers stades jusqu'à la puberté ; d'autres apparaissent brusquement à une mue appelée « mue de puberté », visible surtout chez les femelles.

Nous étudierons d'abord l'évolution des mâles et des femelles durant les premiers stades de leur existence, et, ensuite le déterminisme de la puberté chez *Pachygrapsus marmoratus*.

A. — ÉVOLUTION DURANT LES PREMIERS STADES.

1) *Premier stade.*

Au premier stade, il est impossible de reconnaître mâle et femelle. L'abdomen est alors semblable dans les deux sexes ; il est triangulaire, mais cependant sa forme n'est pas la forme spécifique du mâle adulte (les angles sont moins accusés), le rapport R du troisième au sixième segment ne dépasse pas 1,90. Les pléopodes sont semblables ; les orifices génitaux ne sont pas visibles. Rappelons que chez *Carcinus maenas*, SHEN (1935) n'a pas pu distinguer les mâles et les femelles au premier stade. Au contraire, chez *Eriocheir sinensis*, HOESTLANDT (1948) est parvenu à distinguer les mâles des femelles au premier stade, car les dépressions correspondant aux futurs orifices génitaux sont déjà discernables à ce stade.

2) *Stades suivants.*

a) *Evolution du mâle.* — Dans les stades suivants, le mâle acquiert sa forme définitive. Le troisième segment s'élargit et occupe tout l'espace entre les hanches du cinquième péréiopode. Le rapport R de l'abdomen passe de 1,85/1,90 à 2,25/2,30 ; il diminuera ensuite légèrement pour rester aux environs de 2,15/2,20 (fig. 14).

Les pléopodes I apparaissent, les pléopodes II subsistent, les autres pléopodes disparaissent¹ ; la cavité du plastron thoracique, les boutons

1. Nous ne pouvons affirmer que l'apparition des pléopodes I des mâles et la disposition des autres pléopodes se placent au stade II. En effet, nous ne pouvons être certaine du stade auquel se trouvent les animaux que si ceux-ci ont été élevés depuis la métamorphose de la mégaloïde. Or, le nombre d'animaux que nous avons pu ainsi élever est limité. Ces caractères existent certainement au troisième stade.

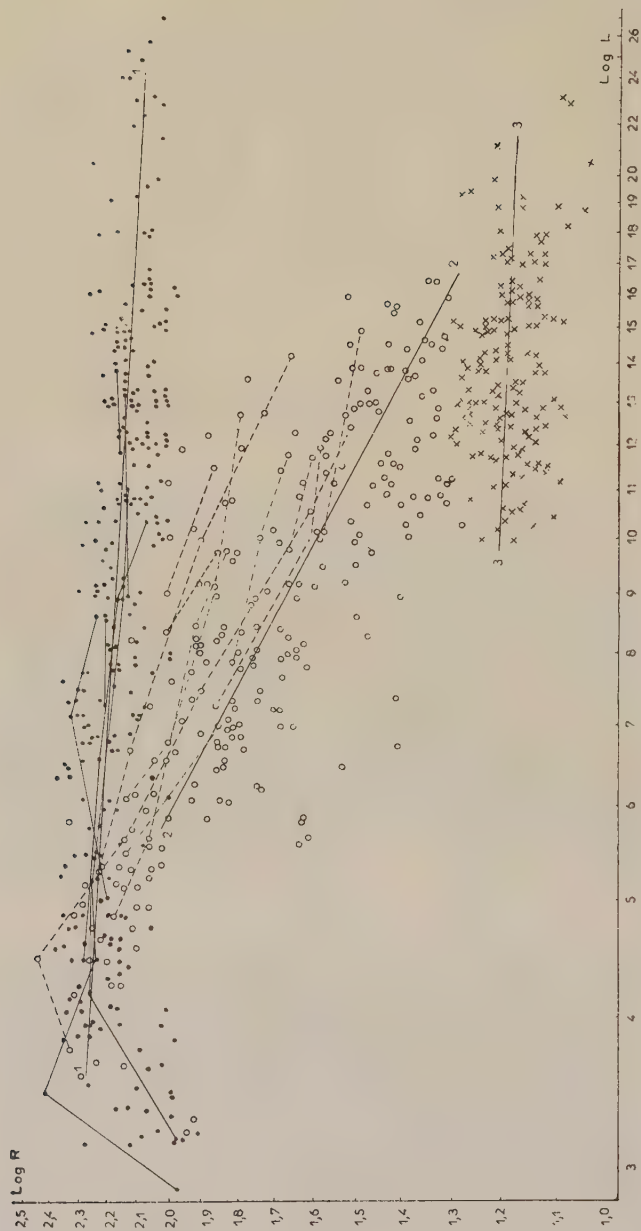


FIG. 14. — Évolution du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax chez les mâles et chez les femelles depuis les premiers stades jusqu'au stade adulte.

Droite 1. — Droite de régression correspondant aux mâles ;

$$y = -0,22 x - 1,06$$

Droite 2. — Droite de régression correspondant aux femelles impubères (féminisation en été).

$$y = -1,05 x + 0,14$$

Droite 3. — Droite de régression correspondant aux femelles pubères (féminisation en été).

$$y = -0,045 x + 1,01$$

(trait plein : évolution individuelle des femelles ; trait pointillé : évolution individuelle des mâles ; ● = Mâles ; ○ = femelles impubères ; x = femelles pubères).

d'accrochage et les autres caractères mâles, tels que les soies aciculaires du sternite correspondant à la deuxième patte, existent dès les premiers stades.

b) *Evolution de la femelle.* — L'abdomen va d'abord se modifier dans le même sens que celui du mâle ; il est triangulaire, mais cependant le troisième segment reste légèrement plus petit et n'occupe jamais tout l'espace compris entre les hanches du cinquième péréiopode. Les segments s'élargissent ensuite : l'abdomen prend une forme ogivale et le rapport R diminue progressivement (fig. 14 et 15).



FIG. 15. — Évolution de la forme de l'abdomen des petites femelles juvéniles ($\times 2$).

Les pléopodes II disparaissent, les autres subsistent. Les orifices génitaux commencent à être visibles à partir du troisième stade. L'endopodite et l'exopodite restent accolés l'un contre l'autre et ils sont ramenés vers le plan médian. Petit à petit, ils acquerront quelques soies (fig. 16).

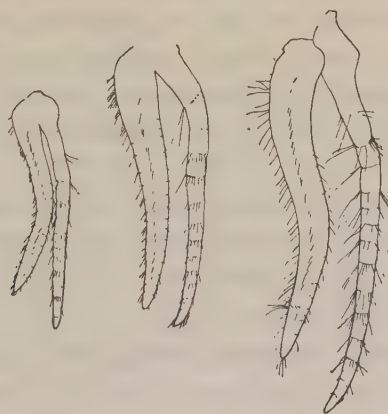


FIG. 16. — Évolution du pléopode III des femelles juvéniles (les trois pléopodes correspondent au même animal que les trois derniers abdomens de la figure 15) ($\times 12,5$).

La cavité du plastron va s'élargir progressivement ; au fur et à mesure que la femelle prend une forme ogivale, l'appareil d'accrochage, toujours fonctionnel, va régresser légèrement.

B. — STADE PRÉPUBÈRE ET MUE DE PUBERTÉ.

1^o Introduction. Notion de mue de puberté.

La notion de puberté chez les Crustacés fut introduite par PÉREZ en 1928 et fut appliquée d'abord aux femelles. Il constata que, dans le cas de *Carcinus maenas*, l'appareil d'accrochage de l'abdomen (que nous avons décrit ci-dessus) était permanent chez les mâles toute leur vie durant et qu'il existait également chez les petites femelles immatures. A une mue qui coïncide avec le premier accouplement, l'abdomen des petites femelles se décroche. PÉREZ a appelé cette mue « mue de puberté ». Les études biométriques et biologiques exécutées par HUXLEY et RICHARDS (1931), DRACH (1934) et VEILLET (1945) sur *Carcinus maenas*, TEISSIER (1933-1935-1937) sur *Maia squinado* et *Macropodia rostrata*, DRACH (1933) sur *Portunus puber*, HOESTLANDT (1948) sur *Eriocheir sinensis*, ont démontré ensuite l'existence à cette mue d'une discontinuité de la croissance de l'abdomen ; celui-ci s'élargit brusquement. De plus, les pléopodes et les bords de l'abdomen se couvrent de soies longues et nombreuses. La mue où apparaît l'ensemble de ces caractères constitue la mue de puberté ; les femelles sont alors adultes.

Cependant, les formations de ces différents caractères morphologiques n'apparaissent pas toujours simultanément.

— Travaillant sur *Eriocheir sinensis*, HOESTLANDT a trouvé que la plupart des caractères sexuels des femelles étaient différenciés avant la mue de puberté ; il situe celle-ci à la mue où se produit l'élargissement de l'abdomen et apparaissent les longues soies. Le décrochage de l'abdomen s'effectue notamment à une taille bien inférieure à celle où se produit la mue de puberté ; chez cet animal, il y a donc dissociation des caractères de la puberté.

— DÉMEUSY (1955), dans son récent travail sur la mue de puberté chez *Carcinus maenas*, a défini la mue de puberté chez cet animal comme étant celle où se produisait le premier accouplement. VEILLET (1945) avait observé que les femelles qui se sont déjà accouplées se reconnaissent aux deux cicatrices portées par les orifices génitaux qui sont causées lors du premier accouplement par les organes copulateurs du mâle. Dans le cas de *Carcinus maenas*, il est donc facile de déterminer les femelles qui se sont accouplées et qui sont, par conséquent, pubères.

Or, DÉMEUSY a noté que, seul, le décrochage de l'abdomen coïncidait d'une façon péremptoire avec le premier accouplement. L'élargissement de l'abdomen et le développement des soies ne se produisent pas toujours à cette mue ; le décrochage de l'abdomen reste donc, chez *Carcinus maenas*, le seul caractère à pouvoir être utilisé pour situer la mue de puberté.

Ces différences observées dans les diverses espèces étudiées rendent très difficile la définition de la mue de puberté. Le passage de l'état impubère à la forme pubère est sujet à variations et semble particulier à chaque espèce.

Chez les mâles, la notion de puberté est encore plus difficile à définir. En effet, ceux-ci acquièrent leur forme définitive dès les premiers stades, et, dans la plupart des espèces déjà étudiées, l'aspect des caractères sexuels externes ne se modifie plus. C'est le cas en particulier des mâles de *Carcinus maenas*. Chez quelques Crabes, cependant, certaines modifications interviennent : ainsi chez *Eriocheir sinensis* où un manchon de soies apparaît brusquement sur les chélipèdes.

2° Cas du mâle de *Pachygrapsus marmoratus*.

Chez *Pachygrapsus marmoratus*, un seul caractère est acquis chez le mâle ultérieurement au premier stade : la calcification du pont reliant les deux organes copulateurs. Chez les petits mâles de 6 mm, le pont est visible ; il est constitué alors par une sorte de membrane enjambant le tube digestif ; il se calcifie ensuite chez les petits Crabes de 7 à 8 mm et il a alors sa forme définitive (fig. 17). Ce caractère semble apparaître brusquement.

La maturation des testicules commence chez les Crabes d'une longueur comprise entre 7 et 10 mm ; certains, parmi ces animaux, ont déjà une spermatogénèse avancée. Entre 10 et 13 mm, les mâles sont adultes.

Il semble donc que la maturation des gonades se produise à peu près en même temps que la calcification du pont reliant les deux organes copulateurs et de ces organes eux-mêmes. Cependant, les deux phénomènes ne coïncident pas toujours, et il ne paraît pas y avoir de liaison évidente entre la maturation des glandes génitales et la présence du pont calcifié. Il semble même difficile d'appeler « mue de puberté » la mue où le pont calcifié se manifeste. En effet, chez une espèce voisine, *Eriocheir sinensis*, HOESTLANDT signale deux caractères qui se modifient ultérieurement aux premiers stades : la calcification

du pont reliant les deux organes copulateurs (caractère commun avec *Pachygrapsus marmoratus*) et la brusque apparition, à une mue postérieure, d'un manchon de soies sur les chélipèdes (antérieurement, il n'existait que quelques soies qui dataient des mues précédentes). Or les deux caractères n'apparaissent pas simultanément ; le premier se mani-

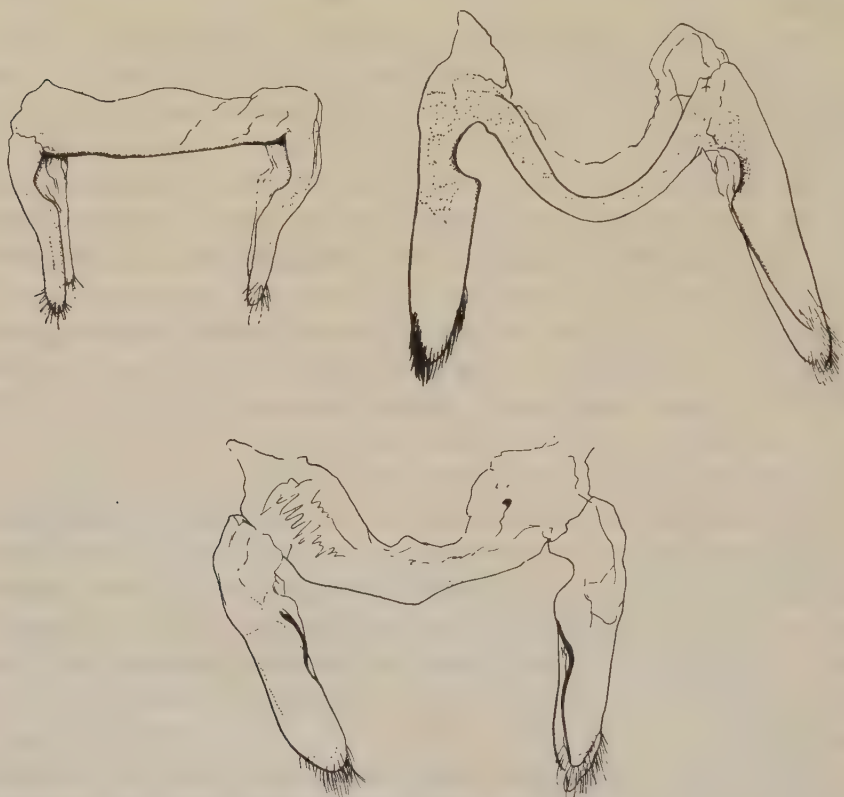


FIG. 17. — Évolution de la calcification des organes copulateurs et du pont qui les relie (en trois mues).
a. 1^{re} mue ; — b. 2^e mue ; — c. 3^e mue ($\times 12,5$).

feste lorsque le mâle atteint une taille de 15 à 18 mm ; le second apparaît lorsque le céphalothorax a une longueur d'environ 50 mm. HOESTLANDT a situé la mue de puberté des mâles en se basant sur le deuxième caractère, car il se produit à une taille plus proche de la maturation des gonades sans cependant coïncider forcément avec le début de l'activité génitale.

En résumé : le mâle acquiert, dès les premiers stades, ses caractères sexuels adultes : perte de ses pléopodes III, IV et V, acquisition du

pléopode I, forme de son abdomen, etc... A une taille d'environ 8 mm, il acquiert le dernier caractère : la calcification du pont reliant les deux organes copulateurs. Le mâle a alors son aspect adulte et ses caractères sexuels ne varieront plus.

Il semble ne pas y avoir une liaison évidente entre l'apparition de ce dernier caractère et la maturation des gonades.

3^o Cas de la femelle de *Pachygrapsus marmoratus*.

En 1933, PÉREZ a observé quelques femelles pubères et impubères, et il a noté l'évolution de leurs caractères sexuels externes. A l'examen de ces animaux, il a pensé à une transformation brutale de ces caractères, bloqués à la mue de puberté. A cette mue, l'abdomen s'élargit, l'appareil d'accrochage de l'abdomen s'oblitére, les pléopodes prennent leur forme définitive. De plus, les femelles acquièrent leurs soies aciculaires du sixième segment ainsi que celles qui sont dispersées dans la bordure de soies du telson. Les deux soies aciculaires du sternite correspondant à la deuxième patte thoracique, et qui sont spécifiques du mâle disparaissent. Les femelles perdent ainsi leurs caractères juvéniles pour acquérir brusquement et définitivement les caractères spécifiques de leur sexe.

Cependant, l'observation de plusieurs centaines d'animaux à différentes saisons nous a conduite à accumuler des renseignements plus précis sur la mue de puberté des femelles de *Pachygrapsus marmoratus*. Nous nous sommes, en effet, rendu compte que, si dans certains cas la mue de puberté est caractéristique et telle que l'a décrite PÉREZ, dans d'autres cas les différents phénomènes qui la composent sont dissociés et la mue de puberté est alors difficile à définir.

Nous avons vu (fig. 9 et 10) que le rapport R de féminisation de l'abdomen est sujet à variations saisonnières chez les femelles pubères ; ces variations s'expliquent aisément par la présence d'un cycle périodique de certains caractères sexuels chez ces femelles. Mais ces deux figures nous montrent également que la féminisation est différente au printemps et en automne chez les femelles impubères ; pour une longueur L du céphalothorax, le rapport R est plus fort pour les points correspondants à la figure 10 que pour ceux correspondants à la figure 9 ; les femelles ont donc une féminisation moins avancée à l'automne qu'au printemps ; un animal d'une longueur donnée peut même être pubère au printemps ; à l'automne il sera loin de la puberté.

Nous avons ainsi été amenée à suivre des petites femelles impubères durant plusieurs saisons afin de pouvoir déterminer les processus d'évolution des caractères sexuels externes des femelles prépubères.

Nous avons élevé, au printemps d'une part, et en automne d'autre part, un certain nombre de petites femelles. Ces animaux ont mué plusieurs fois en élevage.

a) *Cas des femelles prépubères en été et en automne.*

α) *Evolution des caractères sexuels durant l'été et l'automne.* — Les femelles ont été suivies depuis le mois de juin jusqu'à la fin de novembre ; leurs mues ont été conservées et mesurées et nous avons tracé pour chacune d'elles la variation de R en fonction de la longueur de leur céphalothorax. Or, nous n'avons pas constaté de discontinuité de crois-

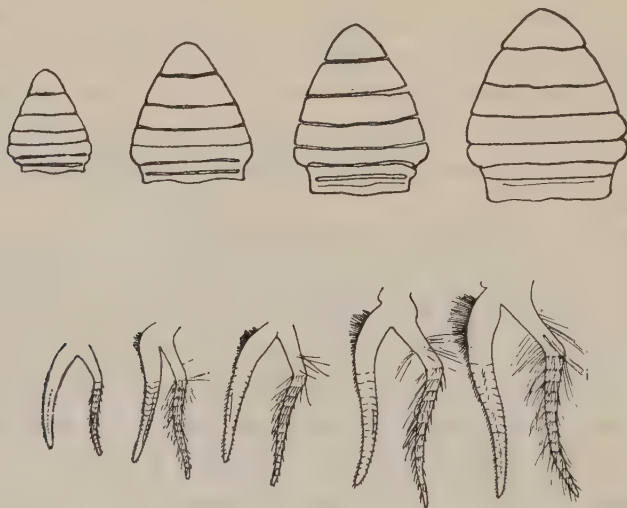


FIG. 18. — a. Évolution de l'abdomen chez une femelle prépubère en été ($\times 2$).

b. Évolution du pléopode III de la même femelle ($\times 4$).

sance dans les valeurs de R : l'abdomen s'élargit progressivement, sans jamais atteindre la forme de l'abdomen constatée chez les femelles ovigères.

Nous avons vu que les petites femelles juvéniles présentaient un appareil d'accrochage analogue à celui des mâles. Cet appareil d'accrochage va régresser progressivement aux différentes mues que vont effectuer les femelles. Cependant, les deux boutons thoraciques subsistent,

atrophiés, non fonctionnels, mais toujours visibles. Comme chez *Eriochair sinensis*, le décrochage de l'abdomen est indépendant de son élargissement. L'abdomen peut avoir une forme ogivale et être déjà décroché.

Les pléopodes acquièrent petit à petit leur forme définitive ; comme l'a signalé PÉREZ, l'exopodite s'écarte de l'endopodite, la base externe convexe se garnit d'une rangée de soies plumeuses. Petit à petit ces soies ornent entièrement les deux bords de l'exopodite, celles qui garnissent le bord convexe restant plus longues. A l'endopodite, les soies lisses apparaissent, disposées en arc de cercle à chaque séparation de segment. De plus, l'endopodite s'arque vers l'intérieur (fig. 18).

Les deux soies aciculaires, caractéristiques des mâles, et qui se trouvent sur le sternite correspondant à la deuxième patte, s'atrophient, puis disparaissent lorsqu'elles sont recouvertes par l'abdomen. Parfois les soies aciculaires du sixième segment et celles qui sont éparses dans la bordure de soies plumeuses du telson, peuvent apparaître. Cependant, ce n'est pas toujours le cas.

Tableau XIII bis.

Caractères	Femelles adultes	Femelles prépubères
— Forme de l'abdomen.	Convexité moins forte qu'en période ovigère mais subsiste cependant.	Non convexe, a encore une forme légèrement ogivale.
— Appareil d'accrochage	Totalement disparu.	Non fonctionnel, mais toujours visible.
Pléopodes.	Très arqués.	Moins arqués.
— Soies des pléopodes et de la bordure de l'abdomen.	Existent sous la forme de repos sexuel.	Moins développées.
Cavité du plastron	Disparue.	Existe encore, légèrement concave.
— Soies aciculaires du sixième segment.	Existent.	Sont rarement apparues.

Les caractères sexuels externes de ces femelles évoluent donc lentement. Les animaux peuvent même effectuer une ou deux mues sans qu'il y ait un changement visible d'une mue à l'autre dans ces caractères sexuels externes ; en particulier, le rapport R peut rester constant.

On a alors l'impression que les femelles n'évolueront plus et qu'elles sont adultes. Cependant, si nous les comparons aux femelles qui ont pondu l'année précédente, et qui sont par conséquent pubères (elles ont perdu au mois d'août leurs caractères sexuels périodiques propres à la période ovigère), nous voyons qu'il existe de nombreuses différences (Tableau XIII *bis*).

En résumé, les femelles qui atteignent 10 à 14 mm en été et en automne, n'acquièrent pas brusquement leurs caractères sexuels externes : elles les acquièrent lentement et progressivement, elles ne dépassent pas un certain stade et elles n'atteignent jamais la puberté durant ces deux saisons (fig. 19).

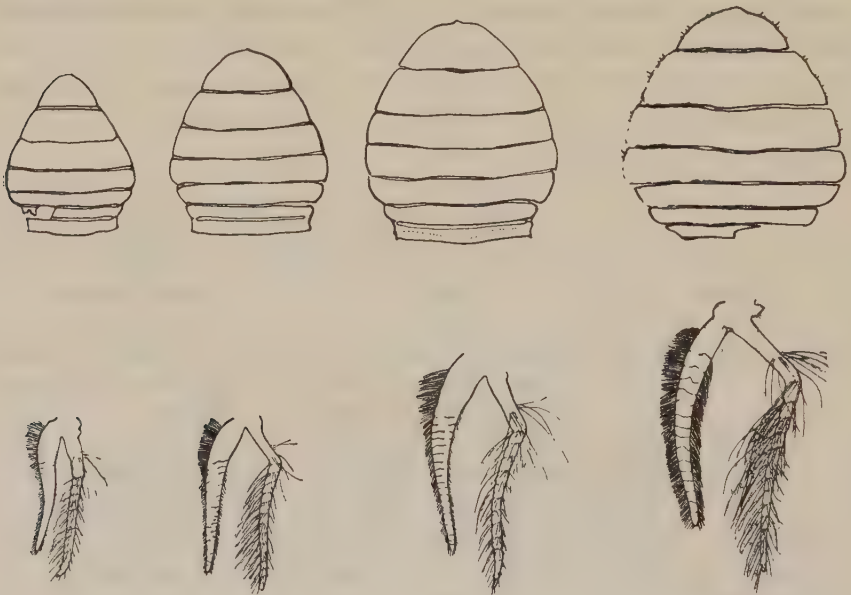


FIG. 19. — Évolution de l'abdomen et du pléopode III chez une autre femelle prépubère en été, en comparaison avec l'abdomen et le pléopode III d'une femelle pubère récoltée à la même saison.

A gauche. Évolution de l'abdomen d'une femelle prépubère ($\times 2$).

A droite. Abdomen d'une femelle pubère ($\times 2$).

β) *Evolution des caractères au printemps suivant.* — Lorsque ces femelles atteignent le printemps, leur féminisation est donc déjà avancée. Brusquement, à une mue, elles passent de la forme prépubère à la forme adulte ovigère que nous avons décrite plus haut (page 140) (fig. 20 et 21).

Certains caractères, déjà très féminisés, acquièrent à cette mue leur forme définitive ; l'abdomen perd sa forme ogivale, le rapport R diminue,

l'appareil d'accrochage disparaît totalement ainsi que la cavité du plastron ; les soies aciculaires du sixième segment et de la bordure du telson apparaissent ; les pléopodes prennent leur forme adulte. Tous ces caractères sont acquis définitivement ; ce sont des caractères permanents.

De plus, à la même mue, il y a apparition des caractères sexuels périodiques ; l'abdomen est aussi large que celui des femelles qui ont

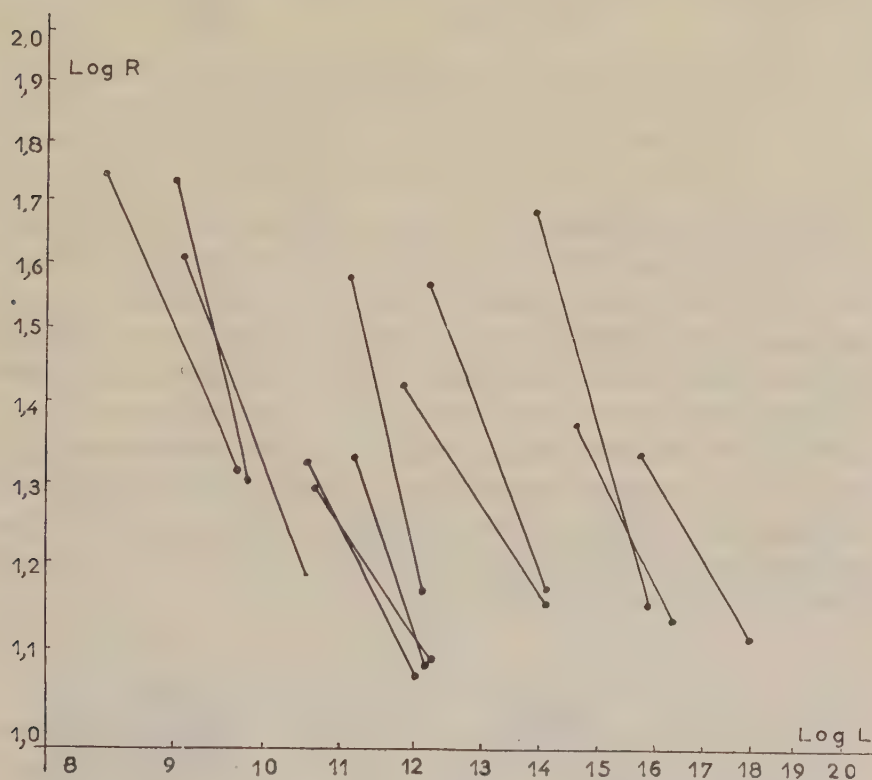


FIG. 20. — Divers exemples de variations du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax, à la mue de puberté (femelles en élevage).

fait leur mue de puberté les années précédentes et qui acquièrent au printemps leurs caractères périodiques. Les soies de la bordure de l'abdomen et celles des pléopodes sont longues et touffues. Ces caractères disparaîtront après la période de ponte.

La mue de puberté consiste donc chez ces femelles en une accentuation des caractères déjà formés à laquelle vient s'ajouter la première manifestation des caractères sexuels périodiques.



FIG. 21. — Mue de puberté non spécifique : transformation au printemps de l'abdomen et des pléopodes chez une femelle dont l'abdomen s'est déjà décroché à l'automne précédent.
transformation de l'abdomen ($\times 2$) ; — transformation d'un pléopode ($\times 4$).

b) Cas des femelles prépubères au printemps.

Certaines petites femelles (de 8 à 11 mm) font au printemps une mue de puberté caractéristique, comme l'a décrite PÉREZ. L'abdomen, de forme encore ogivale, s'élargit brusquement pour prendre, en une seule mue, sa forme définitive. Le rapport R présente une discontinuité infiniment plus forte que dans le cas précédent. L'abdomen se décroche et l'appareil de rétention peut disparaître complètement ou être quasi inexistant. Les pléopodes passent brusquement d'une forme juvénile à la forme adulte. La cavité thoracique, encore très accentuée, disparaît ; c'est également le cas des soies du deuxième sternite thoracique. Les soies aciculaires du sixième segment et de la bordure du telson apparaissent comme dans le premier cas (fig. 20 et 22).



FIG. 22. — Mue de puberté spécifique : transformation au printemps de l'abdomen et des pléopodes chez une femelle dont l'abdomen n'est pas encore décroché.
transformation de l'abdomen ($\times 2$) ; — transformation d'un pléopode ($\times 4$).

A cette mue, les caractères sexuels périodiques apparaissent, ce qui lui donne un aspect spectaculaire. La petite femelle est pubère sans être passée par les formes intermédiaires des stades prépubères. Les caractères permanents sont apparus brusquement.

c) *Discussion.*

Ces variations des caractères sexuels externes que nous venons de décrire chez les femelles impubères semblent difficilement explicables. Cependant, on peut essayer d'éclaircir ce phénomène de la façon suivante.

Nous avons vu que l'on trouvait des petits Crabes aux premiers stades de leur développement aux différentes saisons de l'année, et nous avons étudié l'évolution de leur croissance (p. 132) ; or, nous venons d'observer que la mue de puberté se produisait à une période fixe ; l'évolution des caractères sexuels externes commence donc à des périodes différentes de l'année, mais se termine à une date déterminée ; le laps de temps dont les femelles jouissent pour acquérir leurs caractères adultes est donc variable, et ceux-ci évoluent plus ou moins vite suivant les cas.

α) si la petite femelle a déjà effectué plusieurs mues à l'automne précédent, sa taille au printemps est de 6 à 7 mm (p. 132) ; il y aura arrêt de la féminisation car elle atteindra en effet la forme prépubère et elle y restera jusqu'au printemps suivant ; elle effectuera alors sa mue de puberté ; celle-ci fera apparaître les caractères périodiques et ne fera que renforcer les autres caractères déjà acquis.

β) si au printemps la petite femelle n'a encore que quelques millimètres, elle acquerra petit à petit jusqu'à l'automne ses caractères sexuels ; il n'y a pas d'arrêt de la féminisation. La mue de puberté sera semblable à celle du premier cas.

γ) nous avons trouvé des petites femelles (8 mm) pubères au mois de mai. Même en admettant un taux de croissance très faible, elles ne pouvaient être âgées de plus d'un an (elles n'entrent pas dans les catégories précédentes). Il faut donc admettre que certaines petites femelles, écloses en été, effectuent leur mue de puberté au printemps suivant, c'est-à-dire quelques mois après. Il s'agit sans doute d'animaux provenant des larves issues de la première ponte, et qui sont écloses à la fin de mai. Malheureusement, nous n'avons pas pu élever les larves et cette hypothèse n'a donc pas pu être vérifiée.

La petite femelle a encore des caractères apparemment juvéniles à l'époque de sa mue de puberté ; celle-ci est alors spectaculaire.

Dans les trois cas, les femelles auront ensuite le même cycle après la mue de puberté ; elles vont pondre, perdre leurs caractères cycliques

à la mue postovigère. Ce cycle saisonnier recommencera ensuite chaque année.

4° Rang de la mue de puberté.

VEILLET avait remarqué chez *Carcinus maenas*, qu'à taille égale, certaines femelles étaient pubères, tandis que d'autres étaient encore à leur stade juvénile. Il a pensé que ce phénomène était dû à une variabilité, non pas dans le rang de la mue de puberté, mais dans le taux de croissance.

Les femelles dont le coefficient de croissance est faible sont en effet pubères à une taille où les autres femelles sont encore juvéniles ; mais le nombre de mues qu'elles ont effectué est le même. DÉMEUSY (1955) a récemment démontré la véracité de cette hypothèse ; chez *Carcinus maenas*, la mue de puberté a un rang fixe.

Nous avons vu la grande variabilité de la croissance trouvée chez *Pachygrapsus marmoratus*. Si nous prenons comme exemple deux femelles qui avaient la même taille au printemps, elles ont le même indice de féminisation en mai et en novembre ; mais en novembre la première a une taille de 12,5 mm, tandis que l'autre n'a que 10,1 mm. La petite femelle de 10,1 mm a une féminisation plus avancée que celle observée chez la grande femelle à la même taille ; cependant elles ont effectué le même nombre de mues, elles ont le même âge et le même indice de féminisation.

Le facteur « variabilité de croissance » a donc une influence comme chez *Carcinus maenas*. Il explique que l'on trouve au printemps des petites femelles pubères et d'autres de même taille qui ont gardé leurs caractères juvéniles.

Mais chez *Pachygrapsus marmoratus*, il ne semble pas que la mue de puberté se place à un rang déterminé. Nous venons de décrire les trois cas présentés par les petites femelles ; dans les deux premiers cas, elles effectuent un nombre de mues plus grand que dans le troisième où la petite femelle paraît n'avoir que quelques mois. Dans le premier cas, le nombre de mues est moins important que dans le second.

5° Croissance des pinces.

Nous avons signalé (p. 135) que les pinces des femelles adultes étaient légèrement plus petites que celles des mâles de même taille. Nous avons

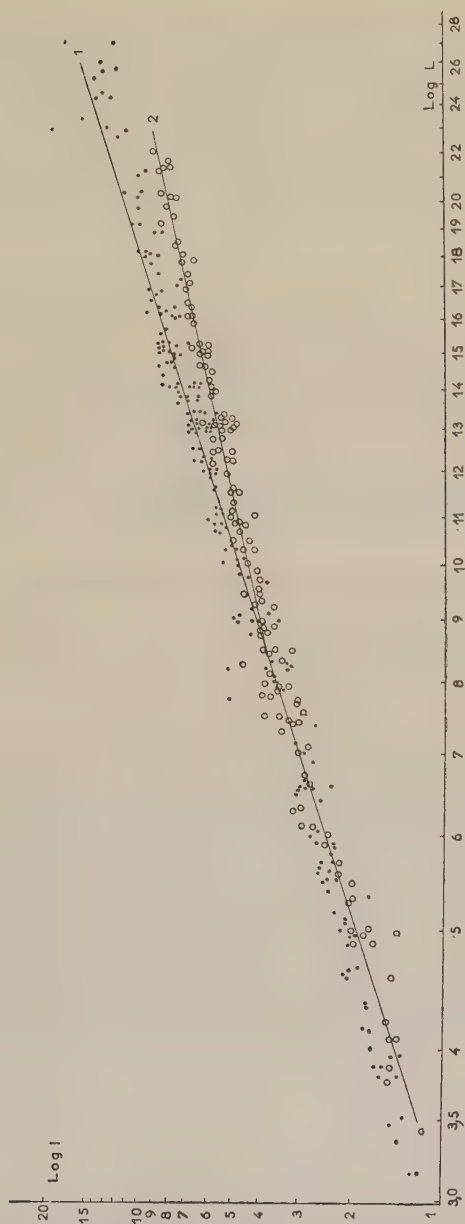


FIG. 23. — Variations de la longueur 1 de la pince en fonction de la longueur L du céphalothorax, chez les mâles et chez les femelles.

Droite de régression correspondant aux mâles.

$$y = 1,2 x + 0,39$$

Droite de régression correspondant aux femelles pubères.

$$y = 0,48 x + 1,11$$

mesuré la longueur des pinces des mâles et des femelles au fur et à mesure de leur croissance ¹.

Les mesures ont été faites comme dans le cas des segments de l'abdomen avec le pied à coulisse, la chambre claire ou le micromètre oculaire, suivant les dimensions des pinces. Nous avons étudié (fig. 23) les variations de longueur de la pince 1 en fonction de la longueur du céphalothorax L, et calculé les pentes des droites de régression correspondant à ces points.

Résultats.

Chez les mâles la pince ne présente pas une croissance disharmonique ; au contraire chez la femelle il existe une croissance disharmonique à disharmonie négative. La croissance relative de la pince des femelles est d'abord semblable à la croissance relative de celle des mâles ; lorsque la femelle atteint une longueur céphalothoracique d'environ 10 mm. la croissance relative de la pince diminue.

Nous avons vu la difficulté rencontrée pour définir la mue de puberté qui se place à des tailles différentes ; en conséquence, nous ne pouvons préciser à quelle mue se place la discontinuité de croissance de la pince, mais il est certain qu'elle se produit à une taille voisine de la puberté. Est-ce à la mue de puberté elle-même ? A la mue qui suit la mue de puberté, comme c'est le cas chez *Carcinus maenas* (VEILLET 1945), ou à une mue précédant la puberté d'une façon analogue à *Eriocheir sinensis* ² ? — Il faudrait, pour le savoir, effectuer l'élevage systématique de nombreuses femelles prépubères en hiver et au printemps, c'est-à-dire avant et après leur mue de puberté, et établir les lois d'allométrie successives possibles de la croissance de leurs pinces ; nous n'avons pu effectuer ce travail jusqu'à présent et le nombre de femelles que nous avons élevées était trop limité pour en tirer des conclusions satisfaisantes.

1. Les pinces étant sensiblement égales chez *Pachygrapsus marmoratus*, nous avons indifféremment mesuré la pince droite ou la pince gauche.

2. HOESTLANDT (1948) a trouvé qu'il existe chez les femelles d'*Eriocheir sinensis* trois lois d'allométrie successives des pinces : entre les deux premières, il y a augmentation de la constante d'équilibre α correspondant à une mue de prépuberté ; entre les deux dernières, il existe une discontinuité majorante correspondant à la mue de puberté.

6° *Liaison de la mue de puberté avec l'activité des gonades.*

La question s'est souvent posée de savoir si la mue de puberté constatée chez différents Crustacés était en relation avec la maturité sexuelle ; autrement dit, si les caractères sexuels qui apparaissent alors dépendaient des gonades. Chez les Décapodes, le problème a été particulièrement étudié chez *Carcinus maenas* et sur *Eriocheir sinensis*.

Chez *Carcinus maenas*, VEILLET (1945) a conclu de ses observations qu'il n'y avait pas liaison entre les deux phénomènes. En effet, chez cet animal, la mue de puberté qui coïncide avec le premier accouplement n'est pas immédiatement suivie de la ponte. Il s'écoule plusieurs mois entre la puberté des caractères sexuels externes et la première ponte ; la femelle peut muer une ou deux fois pendant ce laps de temps ; il ne semble donc pas y avoir liaison entre la mue de puberté et l'activité génitale.

De même, chez *Eriocheir sinensis*, HOESTLANDT n'a pas trouvé une corrélation évidente entre la mue de puberté et la maturation des gonades.

Cas de Pachygrapsus marmoratus. — La dissection de femelles impubères en mars et en avril nous a montré que la plupart d'entre elles avaient des ovaires en activité (Tableau XIV).

Tableau XIV.

Taille en mm	R	Catégorie	État des gonades	Taille en mm	R	Catégorie	État des gonades
9,5	1,30	p. p	+	12,2	1,25	p. p	—
9,5	1,76	j.	—	12,6	1,21	p. p	—
10,1	1,50	j.	+	12,8	1,29	p. p	+
10,6	1,29	p. p	+	12,9	1,22	p. p	—
11,2	1,27	p. p	+	12,9	1,26	p. p	—
11,5	1,29	p. p	+	13,0	1,28	p. p	—
12,0	1,38	p. p	—	13,2	1,28	p. p	+
12,1	1,33	p. p	+	13,2	1,25	p. p	+
12,1	1,28	p. p	+	13,3	1,27	p. p	+
12,2	1,25	p. p	+	14,1	1,28	p. p	—
+ gonades en début d'activité				j. femelles juvéniles			
— aucune activité des gonades				p. p femelles prépubères			

La fonction ovarienne semble donc pouvoir précéder la puberté ; mais certaines femelles qui étaient au stade prépubère ne montraient

pas encore de gonades en début d'activité. Nous avons relaté la même observation dans le cas des caractères périodiques des femelles pubères ; l'un des deux phénomènes ponte ou caractères périodiques peut apparaître indifféremment avant l'autre.

IV. — Discussion et conclusions sur le déterminisme des caractères sexuels de *Pachygrapsus marmoratus*.

Le problème des relations entre l'apparition des caractères sexuels externes et la maturation des gonades est rendu difficile du fait de la complexité des cas observés.

En effet, l'acquisition des caractères sexuels que nous avons appelés permanents (p. 139) ne dépend pas des gonades ; la formation de ces caractères est individuelle et ils apparaissent bien avant l'époque de la ponte. Cette indépendance des caractères sexuels vis-à-vis des gonades semble commune à beaucoup de Crustacés Brachyours. Rappelons que suivant la théorie de SMITH, reprise par VEILLET, le sexe serait déterminé à l'avance et les caractères sexuels se développeraient sous l'influence d'un métabolisme différent d'un sexe à l'autre et qui serait réglé par la composition chromosomique des cellules. Rappelons également le cas d'hermaphrodisme constaté par VEILLET chez un *Carcinus maenas* ; les deux gonades étaient à la fois testicules et ovaires, mais les caractères sexuels externes étaient d'un côté mâle, de l'autre côté femelle ; le milieu intérieur n'avait donc eu aucune influence sur les caractères sexuels externes et chacun de ceux-ci semblait avoir évolué suivant la disposition chromosomique de ses cellules.

Le cas de la mue de puberté est cependant plus complexe : nous avons vu que la mue de puberté ne fait que renforcer les caractères déjà acquis et qu'elle fait apparaître les caractères périodiques. Nous ne pensons pas qu'il faille séparer la phase ultime des caractères permanents de l'apparition des caractères sexuels périodiques. Tous ces caractères doivent apparaître pour la première fois sous l'influence d'une activité sexuelle intense qui se produit au printemps chez les femelles prépubères.

Cela nous amène à examiner le cas des caractères sexuels périodiques ; sont-ils sous la dépendance des gonades ?

Il nous faut tout d'abord préciser qu'il ne paraît pas y avoir une différence de nature entre les caractères sexuels périodiques et les caractères

tères sexuels permanents ; en effet, les caractères sexuels périodiques ont tendance à devenir permanents au fur et à mesure que l'animal vieillit. De plus, les mêmes caractères, périodiques chez *Pachygrapsus marmoratus*, semblent être permanents chez des espèces voisines.

Or, les caractères sexuels qui sont permanents chez *Carcinus maenas* ne dépendent pas des gonades (VEILLET 1945, DÉMEUSY 1955). Mais ce n'est pas une raison suffisante pour appliquer ce fait aux mêmes caractères qui sont périodiques chez *Pachygrapsus marmoratus*. En sens contraire, le fait qu'il ait été démontré que les caractères sexuels périodiques dépendaient des gonades chez les Amphipodes (CHARNIAUX-COTTON 1953, 1954, 1955) ne peut prouver qu'il en soit de même chez tous les Crustacés présentant des caractères sexuels périodiques.

Il nous semble donc que la comparaison avec le mécanisme de la sexualité des autres Crustacés ne peut donner que des éclaircissements secondaires sur la sexualité de *Pachygrapsus marmoratus*.

Dans le cas de ce Crabe il existe une interrelation certaine entre l'évolution du cycle des gonades et l'apparition des caractères sexuels périodiques, mais elle ne suffit pas pour conclure à une influence directe des gonades sur le développement de ces caractères.

Trois hypothèses peuvent être soutenues :

— Ou bien les caractères sexuels périodiques sont en effet sous la dépendance des gonades ; leur développement comme celui des autres Crustacés déjà étudiés serait alors facteur de l'ovogénèse ou de la vitellogénèse. Il n'est pas interdit de penser également que les cellules interstitielles des gonades puissent avoir une action sur les caractères sexuels périodiques.

— Ou bien les caractères sont indépendants des gonades, mais leur apparition est provoquée par le même organe qui déclanche la maturation ovarienne, les deux phénomènes dépendant d'un même facteur.

— Ou enfin, les caractères périodiques sont totalement indépendants des gonades, les deux phénomènes se produisant simultanément mais séparément.

Le fait que les caractères périodiques peuvent exister avant que la vitellogénèse soit visible, incite à penser qu'ils en sont indépendants ; ils pourraient cependant être régis par une sécrétion dont la vitellogénèse serait responsable au début de son activité avant même qu'elle soit discernable à la dissection.

Seule la castration chirurgicale, telle qu'elle est pratiquée chez les

Amphipodes, pourrait nous donner une preuve véritable du rôle des gonades dans l'apparition des caractères sexuels périodiques des Brachyours. Malheureusement, elle n'a jamais pu être pratiquée chez les Décapodes (STAMATI 1887, PRZIBRAM 1917). Nous verrons plus loin cependant que l'observation des animaux parasités ainsi que l'expérimentation sur des animaux sans pédoncles oculaires ont pu donner quelques renseignements fragmentaires sur la sexualité des femelles pubères de *Pachygrapsus marmoratus*.

RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

Ponte. — La ponte se produit à la fin d'avril et se prolonge jusqu'au début du mois d'août ; une femelle émet successivement plusieurs pontes ; les pontes se suivent rapidement et ne sont pas séparées par des mues.

Chez certaines femelles, les œufs ne restent pas fixés aux pléopodes ; nous avons émis l'hypothèse que les œufs n'avaient pas été fécondés, ces femelles ayant été maintenues en captivité longtemps avant la ponte. Dans ce cas, la femelle ne pond généralement plus et effectue une mue à l'époque où les autres femelles continuent à pondre.

Développement. — Les premiers stades larvaires sont mal connus. On trouve les mégaloques du mois d'août jusqu'en octobre dans le gravier humide et les algues du rivage où elles semblent arriver au moment de la métamorphose.

Croissance. — Le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* mue toute l'année ; la fréquence des mues dépend de la taille de l'animal et de la température à laquelle sont effectuées les mues. D'un individu à l'autre il existe une grande instabilité dans la fréquence des mues.

Le taux de croissance est faible ; il est facteur de la taille de l'animal. Comme la fréquence des mues, le taux de croissance est également variable d'un individu à l'autre ; ce fait explique la diversité des tailles des Crabes trouvés dans la nature malgré l'époque limitée de la reproduction.

Sexualité.

a) *Adultes.* — Les différences morphologiques entre mâles et femelles adultes ont été notées ; de plus, nous avons observé qu'il existe deux

formes chez la femelle adulte : la forme ovigère et la forme de repos sexuel, certains caractères étant périodiques. A la mue précédant la ponte (mue préovigère) l'abdomen de la femelle déjà très large s'élargit encore ; en outre les soies plumeuses qui se trouvent sur le bord de l'abdomen et sur l'exopodite des pléopodes s'allongent et s'épaississent. L'apparition de ces caractères coïncide avec le début de la maturation des gonades. Ces caractères disparaissent à la mue postovigère : les dimensions de l'abdomen diminuent alors légèrement ; les soies plumeuses reprennent leur volume initial.

Au fur et à mesure que la femelle avance en âge l'apparition et la disparition de ces caractères sexuels s'atténuent ; en conséquence, les caractères sexuels périodiques ont tendance à devenir permanents.

En disséquant de nombreuses femelles à la période où elles effectuent leur mue postovigère, nous avons fait la relation existant entre l'apparition des caractères sexuels périodiques et l'activité génitale ; mais l'un des deux phénomènes peut se produire avant l'autre.

b) Jeunes. — Le mâle acquiert dès les premiers stades ses caractères sexuels définitifs ; seule la calcification du pont reliant les deux organes copulateurs est acquise ultérieurement ; elle a lieu lorsque le mâle atteint une taille comprise entre 6 et 8 mm.

La femelle subit une évolution plus complexe. Dès les premiers stades elle acquiert également certains caractères ; dans les stades suivants il nous faut distinguer deux cas :

— Lorsque la femelle atteint la forme prépubère en été, (son abdomen est alors décroché) elle reste à ce stade jusqu'au printemps suivant ; elle acquiert sa forme définitive à la mue où apparaissent les caractères sexuels périodiques.

— Lorsque la femelle atteint le printemps sans avoir acquis le stade prépubère (son abdomen n'est alors pas décroché), elle effectue une mue de puberté spectaculaire passant directement de la forme impubère à la forme pubère.

La mue de puberté ne fait que renforcer des caractères déjà acquis et elle fait de plus apparaître, pour la première fois, les caractères sexuels périodiques. L'évolution des caractères permanents qui précède la mue de puberté est indépendante de l'activité des gonades. L'ensemble des caractères acquis, ou accentués, à la mue de puberté est en liaison avec la maturation des ovaires mais il n'est pas prouvé qu'ils en dépendent.

DEUXIÈME PARTIE

BIOLOGIE DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS*
PARASITÉ PAR *SACCOLINA CARCINI*

INTRODUCTION.

La Sacculine a été remarquée et décrite pour la première fois, en tant que parasite de *Pachygrapsus marmoratus*, par KOSSMANN en 1872 ; il lui donna alors le nom de *Sacculina benedeni*. Depuis, G. SMITH (1906) et H. BOSCHMA (1927) ont conclu de leurs observations que *Sacculina benedeni* n'était autre que *Sacculina carcini*, qui parasite non seulement *Carcinus maenas*, mais beaucoup d'autres Brachyours.

Nous ne nous attarderons pas sur la biologie de la Sacculine ; ses stades larvaires, son mode de fixation sur l'hôte, son évolution externe et interne ont été minutieusement étudiés par Y. DELAGE (1884), G. SMITH (1906) sur *Carcinus maenas*, et, plus récemment par DAY (1935) sur *Portunus holsatus*, G. E. H. FOXON (1940) et A. VEILLET (1945) également sur *Carcinus maenas* ; nous n'en donnerons qu'un bref résumé car son développement, ses stades larvaires et sa fixation, qui ne sont connus que dans le cas de *Sacculina carcini* parasite de *Carcinus maenas*, sont vraisemblablement les mêmes lorsque cette Sacculine est parasite de *Pachygrapsus marmoratus*.

Mais il nous a semblé intéressant d'étudier l'évolution du cycle de la Sacculine et ses rapports avec un hôte différent ; en effet, dans un mécanisme parasitaire aussi intime que celui des Crabes par les Rhizocéphales, le parasite peut avoir une influence différente suivant qu'il parasite un animal ou un autre. Nous étudierons dans cette partie les rapports de *Sacculina carcini* avec son hôte : renseignements généraux concernant la fréquence et le cycle de *Sacculina carcini* en tant que parasite de *Pachygrapsus marmoratus*, et ceux se rapportant aux modifications profondes apportées par le parasite dans la biologie de ce Crabe.

CHAPITRE V.

GÉNÉRALITÉS SUR LE PARASITISME
DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS* PAR *SACCOLINA CARCINI*

I. — Brève description du parasite.

Sacculina carcini est un Rhizocéphale de la famille des *Sacculinidae*. Morphologiquement, ce parasite se divise en deux parties distinctes :



FIG. 24. — *Pachygrapsus marmoratus* porteur de *Sacculina carcini*.

— la partie interne, formée la première, comprend une petite tumeur située sous l'abdomen de l'hôte ; il en part un système de racines ramifiées qui s'éparpillent dans le corps de l'hôte. Les racines assurent ainsi la subsistance du parasite en drainant les réserves de l'animal infesté.

— la partie externe, qui apparaît plus tardivement, est en forme de sac. Celui-ci contient les organes reproducteurs : deux ovaires, deux

testicules (l'animal est en effet hermaphrodite), ainsi que les glandes cémentaires servant à l'agglutination des œufs ; il contient de plus un ganglion nerveux. Le tout forme la masse viscérale, d'où le nom de sac viscéral qui est donné à la partie externe du parasite ; la masse viscérale est contenue dans un manteau percé à son extrémité distale par l'orifice palléal d'où s'échapperont les larves à la fin de l'incubation.

La partie externe est reliée à la partie interne par un pédoncule.

Le plan de symétrie apparent du sac viscéral est confondu le plus souvent avec celui de l'hôte ; ce n'est cependant pas une loi générale et il peut être situé à droite ou à gauche du plan de symétrie de l'hôte.

Reproduction.

Les œufs sont fécondés dans la cavité palléale et ils y sont incubés. Les larves Nauplius sortent par l'orifice palléal et se métamorphosent pour donner des Cypris. C'est à ce stade que les larves vont se fixer sur l'hôte ; la vie libre de la Sacculine est alors terminée. La larve se fixe à la base d'une soie d'un Crabe et elle inocule à l'aide de son trocart une partie des cellules qui la composent. Ces cellules émigreront vers l'abdomen et donneront naissance à un massif cellulaire qui formera vraisemblablement plus tard la tumeur ; celle-ci n'est généralement visible qu'au moment où elle va bourgeonner le pédoncule externe.

II. — Pourcentage des Crabes parasités.

La proportion des Crabes porteurs de Sacculine externe est variable, elle est fonction de différents facteurs ; les principaux semblent être : l'endroit où les Crabes ont été récoltés, le sexe, la taille des animaux, la saison à laquelle ils ont été capturés.

A. — INFLUENCE DE L'ÉCOLOGIE SUR LA PROPORTION DES CRABES PARASITÉS.

La proportion des *Pachygrapsus marmoratus* à Sacculine externe diffère suivant l'endroit où est effectuée la récolte (le même phénomène a été signalé dans le cas de *Carcinus maenas* de l'étang de Thau par VEILLET). Nous les avons trouvés en grand nombre dans les endroits abrités, tels que le Port de Monaco, ou la petite crique située à côté de la Station de Villefranche ; ils sont moins nombreux dans la baie

de Villefranche proprement dite et rares au Cap Ferrat et au Cap d'Ail. Pendant notre séjour à la Station Zoologique de Sète, nous n'avons trouvé aucun *Pachygrapsus marmoratus* parasité parmi ceux qui ont été récoltés au Cap d'Agde. Seules, les eaux tranquilles semblent propices à l'infestation, les larves du parasite ne se dispersant pas.

Les pourcentages indiqués ci-dessous ont été calculés uniquement en nous servant des Crabes récoltés dans la crique au Sud de la Station de Villefranche. Ce n'est donc qu'un chiffre très approximatif qui n'est valable que pour les récoltes effectuées en cet endroit de la côte.

B. — POURCENTAGE D'ANIMAUX A SACCULINE EXTERNE
PAR RAPPORT A LA TAILLE DES CRABES.

DAY (1935) et VEILLET (1945), respectivement sur *Portunus holsatus* et *Carcinus maenas*, avaient remarqué l'augmentation du nombre des animaux parasités en fonction de leur taille. Ils en ont conclu, contrairement à l'opinion de DELAGE (1884), que les Crabes pouvaient être sacculinés à des tailles différentes. Nous avons également observé que le pourcentage d'animaux parasités augmentait avec leur taille (Tableau XV).

Tableau XV.

de 13 à 15 mm	de 15 à 20 mm	plus de 20 mm
23,5 %	30,4 %	40 %

Nous n'avons rencontré que 5 Crabes, sur les 421 capturés, porteurs de Sacculine externe, ayant une longueur du céphalothorax inférieure à 13 mm.

Ces chiffres nous donnent un pourcentage moyen de 28 à 30 %. Ils sont à rapprocher de ceux qui ont été donnés par SMITH concernant les *Pachygrapsus marmoratus* parasités de la baie de Naples. Il a signalé 70 Crabes sacculinés sur 200, soit environ 35 % (mais il n'a pas donné d'indications sur la taille des animaux récoltés, la comparaison est donc incomplète).

C. — INFLUENCE DU SEXE.

Signalons également que la proportion des Crabes à Sacculine externe n'est pas semblable dans les deux sexes. Sur 421 Crabes parasités soumis

à notre examen, nous avons trouvé 171 mâles et 250 femelles, soit environ 60 % de femelles. Or, nous avons vu (première Partie) que le nombre des mâles et des femelles était sensiblement égal, avec cependant une légère prédominance de ces dernières, mais qui n'est pas suffisante pour expliquer le pourcentage ci-dessus.

Il est difficile d'admettre une sélectivité spéciale des larves de Sacculine vis-à-vis des femelles ; il faut plutôt penser que le parasite trouve un milieu plus propice à son développement chez la femelle. Il est possible également que la Sacculine externe ne soit pas assez protégée chez les mâles dont l'abdomen n'a pas été très déformé et est resté triangulaire, et qu'elle n'arrive pas à se développer (les animaux que nous avons trouvés dans la nature porteurs d'une cicatrice de Sacculine, qui était tombée, étaient souvent des mâles peu déformés). Les Crabes doivent alors mourir, ce qui réduit la proportion des mâles parasités.

D. — FLUCTUATIONS DU POURCENTAGE DES SACCULINES EXTERNES SUIVANT LA SAISON.

La proportion des animaux parasités n'est pas constante toute l'année. Nous verrons ci-dessous qu'il existe pour la Sacculine une saison de reproduction sans cependant que celle-ci soit nettement limitée. Il est donc normal que nous ayons trouvé un nombre plus ou moins grand d'animaux parasités. Le Tableau XVI nous donne un aperçu de la proportion des animaux sacculinés suivant les mois de l'année :

Tableau XVI.

Mois de l'année	Animaux récoltés	Animaux parasités	%
Février.....	229	39	17,0 %
Mars.....	278	52	18,7 %
Avril	650	166	25,5 %
Mai.....	309	105	33,9 %
Juin	160	49	30,5 %
Juillet	56	22	38,5 %
Août.....	70	15	21,4 %
Septembre.....	188	36	19,1 %
Octobre	220	62	28,1 %

Les récoltes n'ont pas été suffisantes en novembre et en décembre pour pouvoir établir des pourcentages.

Le nombre d'animaux sacculinés augmente donc nettement en mai ; après une diminution sensible en août et en septembre, le pourcentage croît à nouveau en octobre.

Une étude analogue faite par A. VEILLET (1945) sur le *Carcinus maenas* de l'étang de Thau parasité par la même Sacculine fournit des résultats légèrement différents ; la proportion des *Carcinus maenas* à Sacculine externe augmente petit à petit de juillet à octobre et diminue en hiver. Il y a donc un retard de deux à trois mois sur la Sacculine parasite du *Pachygrapsus marmoratus* à Villefranche.

III. — Infestation double de Sacculine.

Certains Crabes sacculinés présentent plusieurs parasites externes ; le cas fut étudié sur *Carcinus maenas* par VEILLET. Il conclut de ses observations que la présence de plusieurs Sacculines externes ne devait pas être due à l'infestation d'un même animal par plusieurs larves ; il semble plutôt qu'il n'y ait qu'une seule Sacculine externe qui se dédouble précocement pour donner deux tumeurs et deux systèmes de racines.

Nous avons rencontré également des *Pachygrapsus marmoratus* porteurs de plusieurs Sacculines. Sur 421 Crabes sacculinés, nous avons trouvés 14 animaux porteurs de deux parasites externes, soit 3,3 % (dans le port de Monaco, en 1953, nous avons rencontré, cas rarissime, un Crabe porteur de 3 sacculines). Sur ces 14 animaux, 7 avaient deux Sacculines au même stade de développement ; chez les 7 autres, un des parasites était à maturité alors que l'autre venait seulement de devenir externe.

Nous avons trouvé, de plus, trois cas de Sacculine dont le sac viscéral était anormal ; PÉREZ et BASSE (1928) avaient déjà signalé un *Carcinus maenas* porteur d'une Sacculine double, mais il s'agissait d'un pédoncule qui avait bourgeonné deux sac viscéraux. Dans les cas que nous avons observés, le sac viscéral avait formé une excroissance ; celle-ci formait un deuxième sac viscéral dans lequel se développaient également des gonades.

IV. — Cycle de la Sacculine.

A. — CYCLE DE LA SACCULINE EXTERNE.

Nous avons vu que l'on trouvait des Crabes porteurs de Sacculine externe en proportion variable suivant les différentes saisons. En examinant les stades de maturité des sacs viscéraux des parasites, nous avons pu établir un cycle approximatif de la Sacculine chez son hôte *Pachygrapsus marmoratus* :

— en mars, en avril, de nombreuses Sacculines deviennent externes ; parmi les animaux parasités qui ont été récoltés en mars et en avril (soit 209 animaux), nous avons noté un pourcentage de 77 % de Crabes dont la Sacculine venait de sortir. Ce pourcentage diminuera les mois suivants, pour devenir très faible en juillet et en août ; il augmentera à nouveau en automne, mais n'atteindra pas les proportions que nous avons trouvées au printemps.

Le pourcentage des Sacculines arrivées à maturité croît régulièrement à partir du mois de juillet jusqu'en novembre. Il est surtout important à partir de septembre.

Il est probable que ces parasites arrivés à maturité sont ceux que nous avons vus devenir externes au printemps précédent ; les Sacculines mettraient donc plusieurs mois pour parvenir à maturité.

L'élevage ne nous a malheureusement rien appris sur l'évolution des Sacculines externes ; il est curieux de constater qu'elles ne se développent pas lorsque l'animal qu'elles parasitent est en élevage ; le sac viscéral s'évagine, commence à se développer ; mais lorsqu'il atteint une longueur d'environ 4 mm, la Sacculine n'évolue plus et meurt.

Sortie de la Sacculine. — La plupart du temps, la Sacculine devient externe après une mue de son hôte (dans ce cas, la nouvelle chitine n'est pas secrétée à l'endroit où la Sacculine va sortir — VEILLET 1945). C'est surtout le cas des Crabes dont la longueur céphalothoracique ne dépasse pas 20 mm. Au contraire, chez les Crabes de grande taille, chez lesquels les mues sont très rares, la Sacculine peut sortir sans que l'hôte ait effectué précédemment une mue.

Ces observations rejoignent celles qui ont été faites par VEILLET sur *Carcinus maenas* ; il avait trouvé également que, dans la plupart des cas, les parasites sortaient après une mue du Crabe, mais que ce

n'était pas une loi générale, particulièrement pour les animaux de grande taille, dont les mues sont espacées.

B. — CYCLE DE LA SACCULINE INTERNE.

Les Sacculines qui sont arrivées à maturité à l'automne vont émettre des larves ; celles-ci vont-elles donner les parasites que nous avons vus devenir externes en grande quantité au printemps ? — Ce doit être probable dans le cas des Crabes de taille moyenne ; le cycle interne de la Sacculine doit alors avoir une durée de cinq à six mois. Mais ce ne peut être le cas des petits Crabes qui sont à leurs premiers stades durant les mois où la plupart des Sacculines externes émettent leurs larves. Ces petits Crabes, qui sont nés à la fin de l'été, et dont certains sont parasités peu après, (nous verrons ci-dessous qu'ils peuvent l'être dès le début de leur existence) n'auront encore que 8 à 10 mm au maximum au printemps suivant (première partie, p. 132). Dans ce cas, nous devrions rencontrer des Crabes de cette taille porteurs de Sacculine externe ; or, nous n'en avons pour ainsi dire jamais trouvé ; les plus petits Crabes porteurs de Sacculine que nous ayons capturés avaient au minimum 13 mm.

Le cycle interne de la Sacculine doit être variable ; il varie sans doute en fonction de la saison et de la taille de l'hôte. VEILLET a trouvé chez le *Carcinus maenas* un cycle interne de trois mois chez les Crabes de l'année, et de six mois chez les Crabes de l'année précédente. Chez *Carcinus maenas*, il semble donc que la durée du cycle croisse en fonction de l'augmentation de taille de l'animal parasité. D'après ce que nous avons vu ci-dessus, cela semble être le contraire chez *Pachygrapsus marmoratus*.

Nous avons essayé d'expliquer ce fait de la façon suivante :

Les plus petits parmi les *Carcinus maenas* et les *Pachygrapsus marmoratus* porteurs de parasites externes sont à peu près de la même taille (12 à 13 mm) ; mais, pendant que *Carcinus maenas* atteint cette longueur en trois mois du fait de sa croissance rapide, *Pachygrapsus marmoratus* mettra un laps de temps beaucoup plus grand pour l'atteindre. Le cycle de la Sacculine interne pourrait être fonction d'une dimension minimum de l'animal qu'elle parasite. Trouvant moins de substances de réserve chez un hôte de petite taille, le parasite aurait un cycle interne d'une durée plus longue.

De même, lorsque le Crabe atteint une grande dimension, la durée du cycle de la Sacculine interne s'allonge chez *Carcinus maenas* et il est possible qu'il en soit de même chez *Pachygrapsus marmoratus* ; le cycle doit alors s'allonger du fait de la rareté des mues de l'hôte ; le parasite éprouve des difficultés à évaginer son sac viscéral à travers la chitine durcie et peut même ne jamais devenir externe.

Au-dessus et au-dessous d'une certaine taille optimum de l'hôte, le cycle interne du parasite serait donc plus long.

De plus, l'élevage des Crabes à Sacculine interne nous a montré qu'il pouvait s'écouler plus de huit mois sans que le parasite devienne externe. Or, ces Crabes avaient mué entre temps.

La durée du cycle interne de la Sacculine semble donc très variable et il est difficile de l'apprécier davantage dans l'état actuel de nos connaissances ; le fait que la Sacculine n'ait pas de saison spécifique de reproduction entrave la détermination de l'époque précise de l'infestation et, en conséquence, celle de la durée des cycles interne et externe de ce parasite.

CHAPITRE VI.

MODIFICATIONS APPORTÉES PAR LA SACCULINE DURANT SON CYCLE INTERNE DANS LA BIOLOGIE DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS*

Les modifications causées à ce Crabe par *Sacculina carcini* sont différentes suivant qu'elles se manifestent pendant le stade interne ou le stade externe.

Au stade interne, elle modifie principalement les caractères sexuels externes du Crabe dans les deux sexes ; mais cette influence est surtout visible chez les mâles qu'elle féminise.

Au stade externe, elle draine les réserves de l'hôte, ralentit son métabolisme, provoque un arrêt de la mue et affaiblit considérablement le Crabe.

Depuis que l'influence féminisante des Rhizocéphales sur leurs hôtes fut découverte par GIARD, de nombreux auteurs ont cherché à élucider

le déterminisme de ce phénomène ; les modifications subies par divers Décapodes Brachyours parasités furent tour à tour étudiées. L'influence de *Sacculina carcini* fut observée par DAY sur *Portunus holsatus* (1935), POTTS (1909), FOXON (1940), VEILLET (1945) sur *Carcinus maenas*, SMITH (1906) sur *Pachygrapsus marmoratus* ; l'influence de *Drepanorchis neglecta* sur *Stenorynchus phalangium* par GIARD (1887), et sur *Inachus mauritanicus* par SMITH (1910). Les modifications apportées par *Sacculina gregaria* sur *Eriocheir japonicus*, *Heterosaccus papillosus* sur *Charrydis japonica*, et *Loxothylacus texanus* sur *Callinectes sapidus* ont été respectivement constatées par OKADA et MIYASHITA (1935), MATSUMOTO (1952) et REINHARD (1950).

D'autre part, Galathées, Pagures et Callianasses parasités par d'autres Rhizocéphales ont été également observés.

Or, chez tous les animaux qui ont été étudiés, il existe des modifications des caractères sexuels externes. Mais, si ce phénomène est une loi générale pour tous les Crustacés parasités par des Rhizocéphales, les modifications diffèrent d'une espèce à l'autre. Le même Rhizocéphale, qui peut parasiter plusieurs hôtes, influence différemment les caractères sexuels de son hôte, suivant que celui-ci est d'une espèce ou d'une autre. L'exemple le plus frappant est celui de *Sacculina carcini* qui parasite de nombreuses espèces de Crabes ; c'est pourquoi malgré les recherches qui ont été faites sur l'influence exercée par ce parasite sur les caractères sexuels externes de leurs hôtes, nous avons repris l'étude des modifications causées par *Sacculina carcini* sur l'espèce *Pachygrapsus marmoratus*.

SMITH (1906) observa le premier l'action féminisante chez le mâle de cette espèce, et PÉREZ en 1933 a minutieusement noté les modifications des caractères sexuels mâles et femelles causées par la Sacculine. L'élevage systématique et l'observation de nombreux animaux nous ont permis de compléter ces études antérieures.

Reconnaissance des Crabes à Sacculine interne. — Il est aisé de savoir si un Crabe mâle est parasité par une Sacculine interne ; son abdomen modifié a perdu sa forme triangulaire caractéristique et il se rapproche, à un degré plus ou moins accentué, de la forme de l'abdomen femelle ; il nous a donc été facile de les reconnaître, de les capturer et de les mettre en élevage. Il a été beaucoup plus difficile de reconnaître les femelles à parasite interne ; il existe bien chez elles quelques modifi-

cations extérieures, mais ces changements sont peu discernables dans l'ensemble. Cependant, parmi les femelles d'apparence normale que nous avons élevées, certaines étaient sacculinées, et nous avons pu observer la sortie du parasite quelques semaines après la capture ; ces exemplaires nous ont permis d'observer les femelles à parasite interne.

Les Crabes parasités ont été élevés dans les conditions d'alimentation et d'aération décrites dans la première Partie. Cependant, malgré les précautions d'élevage, la mortalité a été plus forte que chez les animaux normaux.

I. — Influence de la Sacculine sur les mâles.

Avant d'essayer de déterminer le processus de ces modifications, nous étudierons d'abord les différentes transformations subies par les caractères sexuels du mâle.

A. — MODIFICATIONS DES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES.

1^o Description des modifications.

Céphalothorax. — La cavité du céphalothorax s'élargit, perd sa forme triangulaire ; l'angle formé par les bords de cette cavité et le plastron thoracique s'atténue, le plastron thoracique en entier pouvant devenir légèrement concave, semblable à celui des femelles. Les boutons d'accrochage s'écartent puis deviennent non fonctionnels du fait de la largeur de l'abdomen ; ils s'atrophient, deviennent rudimentaires et peuvent disparaître totalement. PÉREZ a décrit minutieusement les autres modifications du céphalothorax que nous avons pu également observer :

L'angle formé par le plastron, ouvert à 63° chez les mâles normaux, est plus ouvert ;

Les soies aciculaires du sternite correspondant à la deuxième patte disparaissent ; au contraire, il y a apparition des petites soies et des villosités laineuses que nous avons trouvées sur le plastron des femelles normales ; ce dernier caractère se rencontre lorsque les autres caractères des mâles sont eux-mêmes très modifiés.

Les pinces sont plus petites et peuvent être de la taille des pinces des femelles normales.

Abdomen. — La modification de l'abdomen est la transformation la plus visible causée par le parasite. Mais elle n'est pas uniforme et l'abdomen peut prendre des formes très diverses (fig. 25).

— Dans certains cas, les mâles empruntent les formes des différents stades d'évolution des femelles : stade juvénile (forme ogivale), stade prépubère (aspect encore légèrement ogival), stade pubère (forme convexe), et, même, stade pubère ovigère (convexe et recouvrant tout le plastron thoracique).

— Dans d'autres cas, les abdomens sont élargis, mais ils ont acquis des formes qu'on ne trouve jamais au cours de l'évolution de l'abdomen des femelles ; l'abdomen mâle a une forme trapézoïdale plus ou moins



FIG. 25. — Divers types d'abdomens féminisés observés chez des mâles sacculinés ($\times 2$).

accentuée ; ce cas ne se présente que chez les Crabes d'une taille supérieure à 12 mm.

Les stylets copulateurs se réduisent et s'atrophient mais sont cependant toujours visibles. Le pont calcifié reliant les deux stylets se réduit et peut disparaître complètement. Les pléopodes II se dégagent des appendices I et s'allongent ; ils peuvent acquérir un exopodite, se couvrir de soies et ressembler ainsi à un petit pléopode femelle. Il peut apparaître des pléopodes supplémentaires en nombre variable sur les segments III, IV et V (fig. 26).

Les soies aciculaires du telson et du sixième segment, typiques des femelles, peuvent apparaître.

2° *Evolution des différentes modifications.*

Nous voyons donc que le degré de modification des différents organes que nous venons de décrire est essentiellement variable. En fonction de quel facteur varie cette féminisation ?

De nombreux auteurs ont pensé que le degré de modification pouvait

varier en fonction de la taille de l'hôte. Ainsi, GIARD (1886), DAY (1935), PÉREZ (1933) ont cru que les petits Crabes étaient les plus modifiés. Au contraire, POTTS (1909), NILLSON-CANTELL (1926), OKADA et MIYASHITA (1935), VEILLET (1945) n'ont trouvé aucune corrélation entre la taille de l'animal et son degré de féminisation, et ils ont constaté que les Crabes les plus féminisés pouvaient l'être à n'importe quelle grandeur. Dans le cas de *Sacculina carcini*, parasite de *Carcinus maenas*, VEILLET

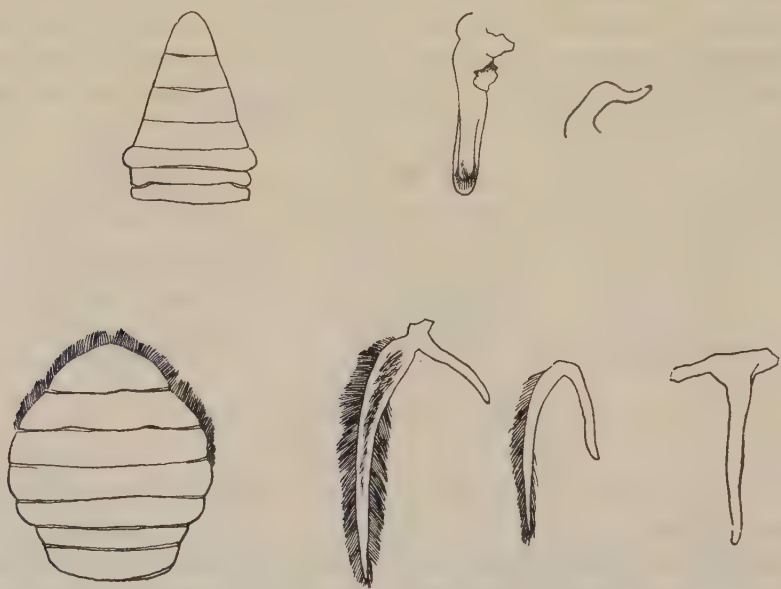


FIG. 26. — Comparaison d'un mâle féminisé avec un mâle normal.

En haut : abdomen d'un mâle normal ($\times 2$) ; — pléopodes I et II de ce mâle ($\times 4$) ; — en bas : abdomen d'un mâle hyperféminisé ($\times 2$) ; — de gauche à droite : pléopode supplémentaire, pléopode II et pléopode I de ce mâle sacculiné ($\times 4$).

a pensé que la féminisation était d'autant plus forte que l'animal était parasité plus jeune et que la Sacculine était sortie plus tardivement.

Chez *Pachygrapsus marmoratus*, PÉREZ (1933) avait constaté que, d'une façon générale, les grands Crabes mâles étaient moins modifiés que les petits ; mais il a conclu cependant « qu'il n'y avait pas de corrélation nécessaire entre la taille de l'animal et le degré de féminisation de l'abdomen ».

Nous avons repris ce travail et nous avons essayé de déterminer s'il existait une liaison entre ces deux facteurs. Pour cela nous avons utilisé la méthode statistique et l'élevage.

Statistique.

Nous avons récolté un grand nombre de Crabes mâles à Sacculine externe ou interne et nous avons mesuré leur abdomen et calculé leur indice de féminisation. Nous avons porté les points obtenus sur la fig. 27 et nous les avons comparés respectivement aux graphiques que nous

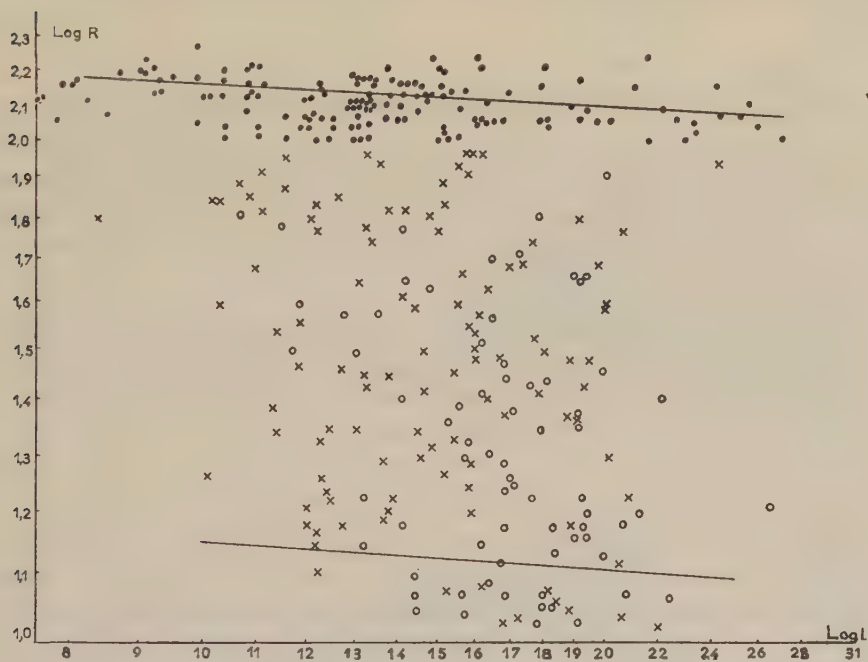


FIG. 27. — Variations du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax des mâles sacculinés par rapport aux valeurs normales de R, chez les mâles non parasités (droite de régression déjà indiquée à la fig. 14) et aux valeurs normales de R des femelles pubères en période ovigère (droite de régression déjà indiquée à la fig. 9).

(● = mâles normaux ; ○ mâles à sacculine interne ; × = mâles à sacculine externe).

avons obtenus pour les mâles normaux et pour les femelles. Nous avons noté les résultats suivants :

1° Les valeurs trouvées sont extrêmement diverses ; la forme de l'abdomen des mâles parasités peut présenter tous les intermédiaires entre la forme typiquement mâle et la forme typiquement femelle.

2° Nous voyons qu'il n'y a pas de correspondance entre la féminisation et la taille des individus. A partir d'une taille minimum, un petit et un gros Crabe peuvent être très modifiés, ou, au contraire, avoir un abdomen peu différent de celui des Crabes normaux. En conséquence,

comme l'ont pensé DAY sur *Portunus holsatus* et VEILLET sur *Carcinus maenas*, les Crabes peuvent être parasités à n'importe quel moment de leur existence. Pour une taille de 20 mm, par exemple, les Crabes peu modifiés sont ceux qui ont été parasités lorsque leur taille était déjà relativement grande ; au contraire, les Crabes dont l'abdomen est très féminisé ont été parasités très jeunes et la Sacculine est sortie tardivement.

Élevage.

Nous avons récolté un certain nombre de mâles à Sacculine interne et les avons gardés en élevage. Les mues ont été recueillies et l'évolution de chaque animal a été suivie (fig. 28). Pour chaque mue, la longueur du céphalothorax a été mesurée, et le rapport R de l'abdomen a été calculé. La figure 28 nous donne les résultats.

Il résulte de ce graphique que :

— Lorsque L est petit (entre 7 et 12 mm), la variation de R, à chaque mue, est assez faible sans toutefois être négligeable ; la fémini-

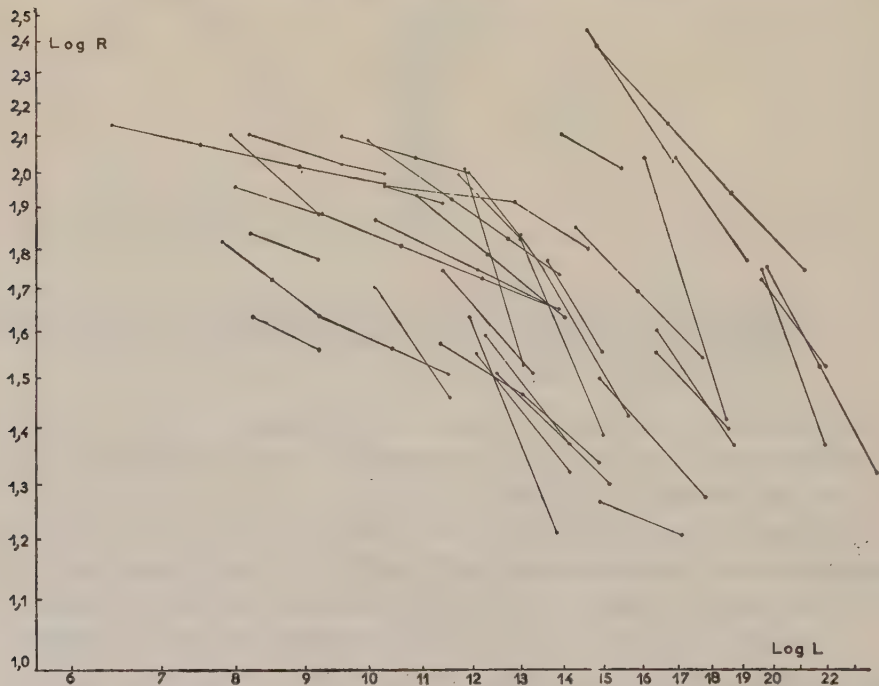


FIG. 28. — Variations du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax durant une ou plusieurs intermues, chez les mâles à sacculine interne en élevage.

sation est lente chez les petits mâles parasités et paraît être comparable à celle des petites femelles impubères.

— Lorsque L est grand (à partir de 12 mm), la variation est brutale ; la féminisation de l'abdomen se produit brusquement et est comparable à certaines mues de puberté des femelles (voir première partie, p. 160). Les Crabes parasités tardivement semblent subir une féminisation plus forte.

Ce qui précède appelle les observations suivantes :

La figure 28 nous montre donc que la vitesse de féminisation augmente avec la taille.

Ces variations constatées dans les courbes de féminisation peuvent être, en partie, dues au facteur « fréquence de mues » ; en effet, les petits Crabes, comme nous l'avons vu dans la première partie, muent plus souvent. Il est possible qu'ayant des intermues plus courtes, ils aient une féminisation de l'abdomen moins forte entre deux mues, l'influence de la Sacculine ne se faisant sentir que pendant un laps de temps assez court. Au contraire, les Crabes parasités plus tardivement ont des intermues plus longues ; le parasite agissant pendant une période prolongée, la féminisation serait plus forte.

Cependant, ce n'est certainement pas la seule cause influençant les différences d'évolution que nous venons de constater. Il faut rapprocher ces variations de l'évolution de la féminisation en fonction de la taille, des observations que nous avons déjà faites ci-dessus (p. 161) sur les différentes formes de l'abdomen des mâles parasités.

Lorsque nous avons élevé des mâles dont la taille était inférieure à 5 mm et que nous avons suivi l'évolution de leur abdomen durant plusieurs mues, nous avons pu constater que cet organe empruntait les formes successives de l'évolution de l'abdomen des femelles. Nous n'avons malheureusement pas pu les suivre jusqu'au stade où les femelles font leur mue de puberté, les animaux étant morts avant le terme ultime de la transformation de leur abdomen ; on peut penser cependant qu'ils suivent la même évolution. Dans ce cas, les segments IV, V et VI s'élargissent, non seulement par rapport au troisième segment, mais par rapport au plastron thoracique (fig. 29).

Lorsque nous avons suivi en élevage des mâles dont la taille était comprise entre 10 et 20 mm, nous avons observé une transformation différente. L'abdomen est également modifié, mais il ne passe par aucun des stades d'évolution de celui de la femelle ; les segments IV, V et VI

s'élargissent, par rapport au troisième segment, mais ils s'élargissent moins par rapport au plastron thoracique.

L'exemple suivant nous montre que deux Crabes de même longueur (19 mm) peuvent avoir le même indice de féminisation (1,35) et avoir des abdomens morphologiquement différents, les longueurs de leurs segments étant dissemblables.

	3 ^e segment	6 ^e segment	R
Mâle normal	9,0 mm	4,0 mm	2,25
Mâle féminisé (I)	9,9 »	7,3 »	1,35
Mâle féminisé (II)	12,3 »	9,1 mm	1,35
Femelle normale	13,3 »	11,0 »	1,20

L'un des Crabes a été parasité très jeune ; son abdomen a suivi l'évolution normale de celui des femelles ; l'autre a été parasité plus tardivement et son abdomen a subi des modifications différentes. Étant donné les différences d'évolution de la féminisation de l'abdomen que nous venons de constater, il est difficile de comparer les deux parties de la courbe, l'une correspondant aux jeunes Crabes et l'autre aux Crabes de grande taille. En conclusion :

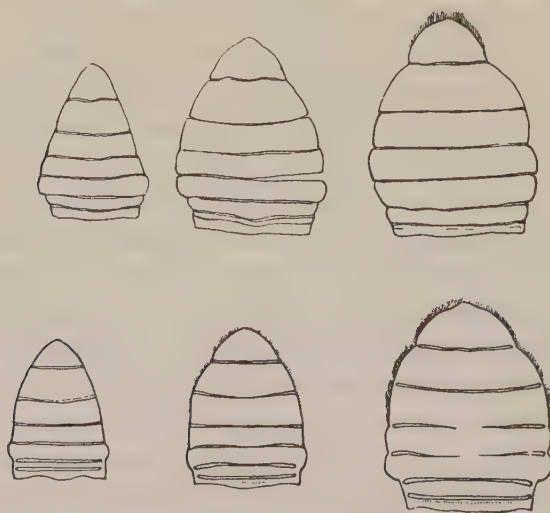


FIG. 29. — Deux exemples des variations de l'élargissement de l'abdomen en trois mues chez les mâles à Sacculine interne ($\times 2$).

1° Lorsque l'animal est parasité dès les premiers stades, l'évolution de l'abdomen suit celle de l'abdomen des femelles.

2° Lorsque l'animal est parasité tardivement, son abdomen semble se féminiser plus rapidement ; mais, dans ce cas, l'abdomen ne suit pas l'évolution de celui de la femelle et prend une forme spéciale.

D'où les variations que nous avons observées dans l'évolution de la féminisation de l'abdomen des mâles suivant leur taille.

Modifications des pinces.

Nous avons mesuré la longueur des pinces tant chez les animaux en élevage que chez ceux trouvés dans la nature ; nous avons porté les points correspondant à la longueur 1 de la pince en fonction de la longueur L du céphalothorax, et nous avons comparé la position de ces points aux droites obtenues en mesurant les pinces des mâles normaux et des femelles normales. La plupart des points obtenus sont assez proches de la droite des femelles (fig. 32). Il y a donc réduction des pinces chez les mâles parasités.

3° Relations existant entre les différentes modifications des caractères sexuels.

Les modifications n'apparaissent pas dans n'importe quel ordre : elles sont liées entre elles et nous avons pu, grâce à leur association, grouper les Crabes parasités en trois catégories. Nous les avons établies en nous basant sur la réduction du pont calcifié et des organes copulateurs.

Proportion des Crabes parasités dans les diverses catégories.

Les pourcentages ont été calculés sur 125 Crabes sacculinés :

1° Pont calcifié et organes copulateurs peu ou pas réduits..	47,0 %
2° Pont calcifié très réduit ou ayant complètement disparu ; organe copulateurs rudimentaires.....	23,0 %
3° Pont calcifié totalement disparu ; organes copulateurs filiformes ; un ou plusieurs pléopodes femelles.....	28,8 %

*Description des Crabes des différentes catégories.**a) Première catégorie.*

Nous y avons groupé les Crabes peu modifiés : il ne s'agit pas d'une féminisation proprement dite, mais d'une atténuation des caractères mâles. La cavité céphalothoracique subsiste, parfois un peu élargie, parfois semblable à celle des animaux normaux ; les boutons d'accrochage sont visibles, parfois écartés ; ils peuvent également être fonctionnels ; les pinces peuvent être plus petites que celles des mâles non parasités. L'abdomen est légèrement modifié ; son indice de féminisation diminue ; R passe de 2,25 (valeur moyenne pour les mâles normaux) à 2,0-1,8 ou 1,6 au maximum. L'abdomen n'est alors pas comparable à celui des femelles juvéniles ayant le même rapport de féminisation ; le troisième segment s'arrête de croître tandis que les segments IV, V et VI s'élargissent.

Le pont calcifié subsiste, peu ou pas modifié, les pléopodes II peuvent se séparer des pléopodes I et être plus longs que ceux des mâles normaux, mais ils sont toujours uniramés.

Cette catégorie contient également quelques individus qui ne sont absolument pas modifiés ; généralement de grande taille, ces animaux sont en tous points semblables aux Crabes normaux. Seule, la dissection nous a montré quelques racines de parasite. Ce n'est qu'à la sortie de la Sacculine que nous avons constaté que ces Crabes étaient parasités, car rien, dans leur aspect extérieur, ne laissait penser qu'ils étaient parasités.

En résumé : chez les Crabes de la première catégorie, les organes spécifiques des femelles n'apparaissent pas ; les organes spécifiques des mâles subsistent, parfois atrophiés ; les organes communs aux deux sexes tendent vers la forme femelle.

b) Deuxième catégorie.

Les Crabes sont déjà très féminisés. La cavité thoracique a disparu ; les boutons d'accrochage sont peu ou pas visibles. Les soies du sternite correspondant à la deuxième patte disparaissent ; quelques villosités laineuses peuvent apparaître sur le plastron dont l'angle s'élargit. Les pinces sont semblables à celles des femelles.

L'abdomen a une forme plus arrondie, plus proche de celle de l'abdomen femelle ; R est compris entre 1,2 et 1,4. Les soies qui le bordent s'allongent et s'épaississent. Le pont calcifié, parfois très atrophié, subsiste néanmoins dans certains cas, mais peut ne plus exister. Les organes copulateurs sont très réduits ; les pléopodes II sont toujours séparés des pléopodes I ; ils sont souvent biramés et couverts de petites soies.

Chez les Crabes de la deuxième catégorie, les caractères spécifiques des femelles n'apparaissent pas ; les caractères spécifiques des mâles peuvent ne pas être présents, ou, lorsqu'ils existent, sont très atrophiés ; les organes communs aux deux sexes tendent encore davantage vers la forme femelle.

c) *Troisième catégorie.*

Le mâle a un aspect extérieur typiquement femelle. La cavité thoracique a disparu ainsi que les boutons d'accrochage ; l'angle du plastron est semblable à celui des femelles ; les villosités laineuses apparaissent. L'abdomen, très large, recouvre toute la cavité thoracique, les soies qui le bordent sont longues et nombreuses ; le pont calcifié n'existe jamais ; les pléopodes I sont réduits à l'état filiforme ; les pléopodes II sont biramés. Des pléopodes femelles existent en nombre variable sur les segments III, IV et V ; ils peuvent être absolument semblables à ceux des femelles, mais ils sont généralement réduits ; la réduction atteint surtout l'endopodite. (fig. 26). On reconnaît ces animaux en tant que mâles à deux caractères seulement : l'absence d'orifices génitaux femelles et la présence d'organes copulateurs filiformes. Les individus de cette catégorie peuvent même être confondus, à première vue, avec les femelles en période ovigère ; l'abdomen est aussi large, les pléopodes et les bords de l'abdomen peuvent être garnis de soies à peu près aussi longues et aussi touffues que celles des femelles œuvées.

Chez les Crabes de la troisième catégorie, les organes spécifiques des femelles apparaissent, les organes spécifiques des mâles ont complètement disparu ; les organes communs aux deux sexes ont pris totalement la forme femelle.

B. — MODIFICATIONS DES GONADES.

GIARD (1887), en discernant le premier la féminisation des mâles par les Rhizocéphales, avait pensé à un phénomène de castration para-

sitaire ; le parasite entravait le développement des gonades et, par suite, les caractères sexuels externes dont l'évolution était, dans son esprit, liée à l'activité génitale, se transformaient en caractères femelles (il pensait que la forme femelle était la forme neutre de l'espèce).

COURRIER (1921) réfuta cette théorie, car il s'aperçut, en disséquant de nombreux *Carcinus maenas*, que la spermatogénèse persistait dans les gonades des animaux parasités. VEILLET (1945) trouva les mêmes résultats.

Cependant, dans certaines espèces, la féminisation provoquée par la Sacculine atteint non seulement les caractères sexuels externes, mais aussi les gonades ; celles-ci peuvent contenir des ovocytes. Elles peuvent être transformées en partie seulement en gonades femelles (glandes hermaphrodites) ou, au contraire, être entièrement femelles (ovaires). C'est le cas d'*Inachus mauritanicus* (SMITH 1906) et d'*Eriocheir japonicus* (OKADA et MIYASHITA 1935). C'est le cas également de *Pachygrapsus marmoratus*. Chez cet animal, nous avons disséqué de nombreux mâles à Sacculine interne et nous avons observé leurs gonades en fonction de la féminisation de leurs caractères sexuels externes.

Résultats. — Dans la grande majorité des Crabes observés, la spermatogénèse persiste. Dans certains cas, il n'y a aucune réduction des testicules ni des canaux déférents ; il peut également y avoir une atrophie plus ou moins accentuée des gonades. Généralement, à mesure que la féminisation augmente, la réduction des glandes génitales est plus prononcée, mais il y a de nombreuses exceptions. Dans le cas des Crabes hyperféminisés (3^e catégorie) les testicules et les canaux déférents sont toujours très atrophiés, parfois filiformes ; la spermatogénèse peut néanmoins continuer. Dans d'autres cas, les gonades ne sont même plus visibles.

Comme nous l'avons déjà signalé, nous avons rencontré dans cette catégorie des animaux dont les glandes génitales étaient en partie transformées en ovaires ; ce sont cependant des cas très rares. Ces glandes, au moment de la reproduction des femelles, c'est-à-dire au printemps, présentent des plaques orangées où l'on peut distinguer des œufs à l'œil nu, ainsi que des traînées blanchâtres (que l'on trouve également dans les ovaires des femelles parasitées) et qui correspondent à des ovocytes dégénérés. Dans les exemplaires que nous avons trouvés, les gonades n'étaient pas entièrement transformées en ovaires ; seule, la partie supérieure contenait des ovocytes.

Il est bien connu que certaines espèces de Crustacés présentent normalement une faible proportion d'individus hermaphrodites ; nous nous sommes assurée que ce cas ne se présentait pas chez les mâles de *Pachygrapsus marmoratus*. Pour ce faire, nous avons disséqué une centaine de Crabes non parasités ; leurs gonades étaient normales. Le parasite a donc bien été la cause de la féminisation des gonades des mâles parasités.

Existe-t-il un phénomène de cause à effet ? Autrement dit, l'hyperféminisation des caractères sexuels externes provient-elle de la disparition des testicules et de la présence des ovaires ? Cette hypothèse paraît improbable ; comme nous allons le voir, la présence d'ovaires chez les mâles très modifiés semble plutôt être l'ultime échelon de leur transformation.

C. — ORDRE D'APPARITION DES DIFFÉRENTES MODIFICATIONS.

Nous avons vu qu'il existait des interrelations dans l'apparition des différents caractères des mâles parasités. Ce fait incite à penser à un ordre déterminé dans leur formation.

OKADA et MIYASHITA, ainsi que VEILLET, ont pensé que les caractères sexuels se différencient chez les animaux parasités dans l'ordre inverse de leur apparition. Les caractères différenciés les derniers chez les mâles et les femelles normaux sont modifiés les premiers par la Sacculine.

Nos observations sur *Pachygrapsus marmoratus* nous ont amenée à la même conclusion.

Les résultats que nous a donnés l'élevage nous ont montré que, seuls, les mâles parasités très jeunes atteignaient un degré de féminisation très poussé. Il peut y avoir à cela deux raisons :

Seuls, les Crabes parasités très jeunes effectuent un grand nombre de mues entre le début de leur infestation et la sortie du parasite (nous avons constaté dans la première partie les différences d'intermue existant suivant la taille des individus). Même si la féminisation est moins forte à chaque mue, du fait de l'intermue assez courte, ce phénomène est largement compensé par le grand nombre de mues et la féminisation est finalement plus importante. De plus, il est possible (voir p. 177) que le cycle de la Sacculine interne soit plus long chez les jeunes Crabes, ce qui entraînerait une action plus prolongée du parasite.

Les petits Crabes ont des caractères sexuels peu différenciés, ou même peut-être indifférenciés, et la Sacculine peut les modifier plus facilement.

En effet, rappelons que la plupart des caractères sexuels, du moins chez les mâles, sont formés dès les premiers stades. Ce sont, dans l'ordre de leur apparition :

Chez les mâles : formation du pléopode I, puis du pléopode II, disparition des pléopodes III, IV et V, forme de l'abdomen ; la calcification des organes copulateurs et du pont qui les relie ayant lieu un peu plus tard.

Chez les femelles : apparition des orifices génitaux, puis développement progressif de la forme de l'abdomen et des pléopodes, perte de certains caractères mâles (entre autres, l'appareil d'accrochage), mue de puberté, modification du taux de croissance des pinces.

Cet ordre d'apparition semble être commun, dans les grandes lignes, à toutes les espèces de Crabes.

Si nous examinons les différents stades de leur vie auxquels les *Pachygrapsus marmoratus* peuvent être infestés, nous arrivons aux constatations suivantes :

Si le petit Crabe est parasité lors de ses premiers stades, il acquerra tous les caractères femelles ; les caractères propres à son sexe sont encore mal différenciés lorsque le parasite commence à agir sur lui et ils disparaîtront petit à petit. Les seuls caractères mâles qui subsistent sont les pléopodes I qui sont très réduits, mais toujours visibles cependant ; il faut penser qu'ils sont suffisamment bien différenciés au moment où la Sacculine commence son action féminisante pour pouvoir subsister. De même, les orifices génitaux femelles n'apparaissent pas. Ces deux caractères exceptés, l'animal acquerra l'aspect d'une femelle. Ces petits Crabes donneront les animaux que nous avons classés dans la troisième catégorie.

On aurait pu penser que l'animal parasité au début de son existence suivait dès le premier stade l'évolution des femelles ; si cette hypothèse avait été exacte, les pléopodes des mâles sacculinés auraient été ceux que tous les petits Crabes mâles et femelles possèdent indifféremment au premier stade ; parasités à ce stade, les petits mâles ne les auraient pas abandonnés à la mue suivante ; ils auraient gardé les pléopodes femelles, en acquérant cependant les pléopodes I. Mais le fait que nous n'ayons jamais trouvé dans la nature de petits mâles dont les caractères étaient féminisés et dont la taille était inférieure à 5 mm, détruit cette hypothèse ; le petit mâle perd ses pléopodes du premier stade et ne les acquiert à nouveau que plus tard.

Si le Crabe est infesté plus tardivement, il a déjà acquis certains

caractères qui se sont affirmés sans subir d'influence féminisante ; l'effet du parasite se heurte donc à des caractères sexuels déjà différenciés. Il en résultera une féminisation moins importante que dans le premier cas ; les caractères mâles ne disparaîtront pas ; le parasite les modifiera dans l'ordre inverse de leur apparition ; il n'y a pas apparition des caractères spécifiques des femelles. Ce sont les Crabes que nous avons observés dans la deuxième catégorie.

Enfin, certains Crabes sont sacculinés alors que tous leurs caractères sont déjà bien différenciés. Seuls, l'abdomen et les pinces, qui sont les derniers caractères à être différenciés chez les animaux non parasités seront modifiés ; il s'agit moins d'une féminisation que d'une atténuation des caractères mâles. L'appareil d'accrochage est à peine régressé ; les gonades sont normales. Dans cette catégorie, existent également des Crabes dont les caractères ne sont absolument pas modifiés. Il faut penser que les animaux n'ont pas mué entre l'infestation et la sortie du parasite, ce qui explique que l'influence féminisante ne soit pas visible.

II. — Influence de la Sacculine sur les femelles.

Si l'action des Rhizocéphales sur leurs hôtes du sexe mâle est toujours visible, et si elle a été unanimement observée dans toutes les espèces en tant qu'influence féminisante, il n'en est pas de même chez les femelles où l'influence des Rhizocéphales semble très différente suivant les espèces. Parfois, le parasite ne semble apporter aucune modification ; c'est en particulier le cas d'*Eriocheir japonicus* et de *Portunus holsatus*. Dans certains cas, le parasite hyperféminise certains caractères, ou, du moins, provoque une féminisation plus précoce ; dans d'autres cas, il réduit les caractères ; en particulier, il peut y avoir réduction des pléopodes. Les deux effets sont généralement combinés ; c'est le cas de *Carcinus maenas*, d'*Inachus mauritanicus* et de *Callinectes sapidus* ; l'abdomen est pubère lorsque les femelles sont encore très petites (féminisation très précoce), mais les pléopodes sont légèrement atrophiés (réduction).

Dans le cas de *Pachygrapsus marmoratus*, PÉREZ, dans son étude sur les modifications apportées par la Sacculine à ce Crabe, avait pensé également à une féminisation précoce des femelles sacculinées. D'après lui, les femelles étaient à un degré de féminité en avance sur leur taille. Partant de ce fait, il a formulé deux hypothèses :

— ou bien « la Sacculine retardait la croissance globale sans ralentir l'évolution morphologique vers la forme femelle achevée » ;

— ou bien « la Sacculine modifiait le métabolisme et féminisait les femelles par une avance de précocité ».

Mais l'élevage d'une part, et l'observation dans la nature de plusieurs centaines d'animaux d'autre part, nous ont permis de tirer des conclusions plus précises sur la biologie des femelles sacculinées.

Nous verrons que la croissance des *Pachygrapsus marmoratus* sacculinés est peu ou pas modifiée. Il ne faut donc pas penser à un retard de la croissance ayant pour conséquence des petites femelles dont l'évolution des caractères sexuels est normale pendant que la croissance générale du corps est ralentie. De plus, contrairement à ce qu'avait pensé PÉREZ (qui n'avait pu étudier que quelques spécimens), il ne semble pas y avoir précocité des femelles sacculinées. En effet, nous avons vu dans la première partie que les femelles normales pouvaient être pubères et ovigères à 7 ou 8 mm. Or, ces femelles ne présentaient pas de Sacculine interne, et, en dessous de cette taille, nous n'avons pas rencontré d'animaux dont les caractères de la puberté étaient apparus. On ne peut donc affirmer que la Sacculine provoque une féminisation prématurée. Les femelles de *Pachygrapsus marmoratus* ont une puberté trop précoce pour qu'un effet de ce genre puisse être visible chez celles qui sont parasitées.

A. — ÉTUDE DES MODIFICATIONS EXTERNES.

Nous avons vu que les femelles adultes présentent deux formes : la forme ovigère et la forme de repos sexuel, correspondant à un cycle saisonnier de certains caractères sexuels. En conséquence, afin de pouvoir constater les différences morphologiques éventuelles entre les femelles saines et les femelles parasitées, il nous a fallu observer les femelles sacculinées durant les deux périodes biologiques présentées par les femelles.

Or, nous nous sommes rendu compte que les femelles sacculinées ne présentaient pas de caractères saisonniers ; quelle que soit l'époque où elles sont récoltées, elles possèdent les caractères suivants.

L'abdomen est, dans la plupart des cas, aussi large que celui des femelles en période ovigère (fig. 30) ; les soies de la bordure de l'abdomen et de l'exopodite des pléopodes sont intermédiaires entre les soies des

fenelles ovigères et les soies des femelles en période de repos sexuel, plus proche cependant des premières que des secondes ¹. Les pléopodes peuvent être légèrement réduits. Dans ce cas, la réduction porte surtout sur l'endopodite (fig. 31). Nous avons vu (p. 189) que, lorsque les mâles parasités possèdent des pléopodes supplémentaires, ceux-ci présentent également une réduction de l'endopodite. Le parasite semble donc avoir dans les deux sexes la même influence sur les pléopodes. Les autres

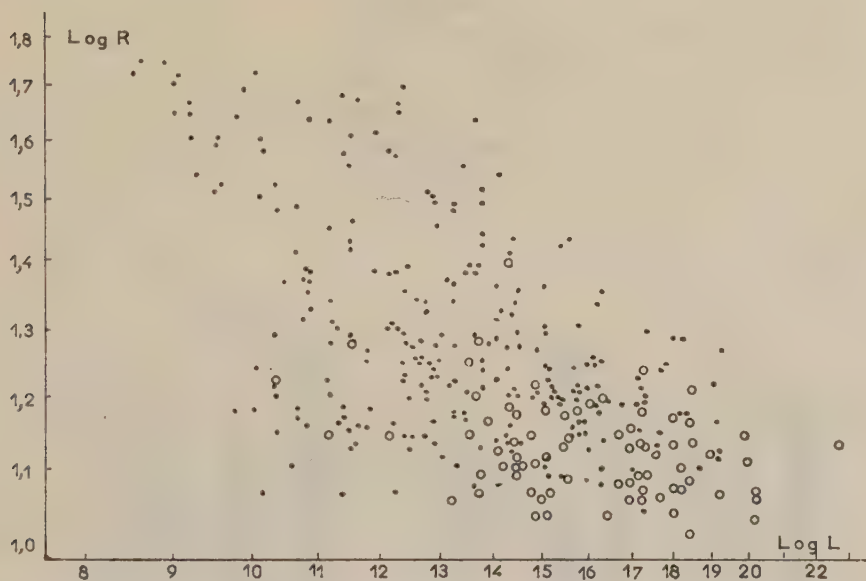


FIG. 30. — Valeur du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax chez les femelles sacculinées par rapport aux valeurs de R des femelles non parasitées.
(● = femelles non parasitées ; ○ = femelles parasitées.

caractères sont ceux des femelles pubères ; les pinces en particulier ne présentent pas de réduction par rapport à celles des femelles normales (fig. 32).

En résumé, la femelle sacculinée possède, quelle que soit la saison, la morphologie d'une femelle en période ovigère dont les caractères seraient très légèrement atrophiés. Elle peut présenter en outre une réduction plus ou moins accentuée de l'endopodite des pléopodes.

Comment pouvons-nous interpréter ces résultats ?

1. Dans deux cas seulement nous n'avons pas observé ces caractères ; ces deux femelles à parasite externe avaient une taille inférieure à 10 mm ; leur abdomen était semblable à celui des femelles prépubères et les soies n'étaient pas développées. Elles avaient dû être parasitées très jeunes et la Sacculine était sortie prématurément.

Au printemps, il est difficile de conclure à une hyperféminisation due au parasite ; les femelles pourraient, en effet, avoir acquis des caractères sexuels périodiques qui seraient légèrement réduits, du fait du parasitisme, par rapport à ceux des femelles normales.

En automne, le cas est très différent ; les femelles parasitées conservant le même aspect qu'au printemps, il n'y a pas régression des caractères sexuels.

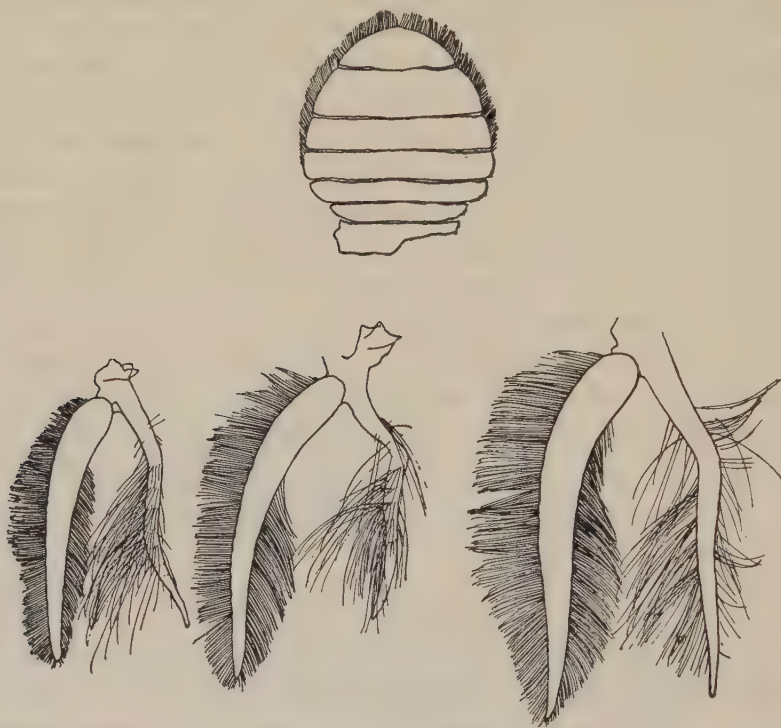


FIG. 31. — Femelles sacculinées.

Bordure de soies d'un abdomen d'une femelle sacculinée. — Différents types de pléopodes femelles dont l'endopodite est plus ou moins modifié.

tères sexuels. Or, la Sacculine devenant habituellement externe après une mue de son hôte, la plupart des femelles à parasite externe ont mué depuis le printemps et ont eu la possibilité de perdre les caractères sexuels périodiques qu'elles auraient pu éventuellement acquérir à cette époque.

De plus, deux cas constatés en élevage nous ont prouvé la certitude de cette hypothèse ; deux femelles avaient été capturées au printemps alors qu'elles étaient encore juvéniles, et rien ne les distinguait des

autres. Mais à l'automne (époque à laquelle ne se produisent habituellement ni la mue de puberté, ni les caractères sexuels périodiques), elles ont acquis des caractères pubères ; les caractères sont apparus en deux mues, l'abdomen a quitté la forme ogivale pour devenir convexe, les soies sont apparues sur les pléopodes et sur le bord de l'abdomen ; l'appa-

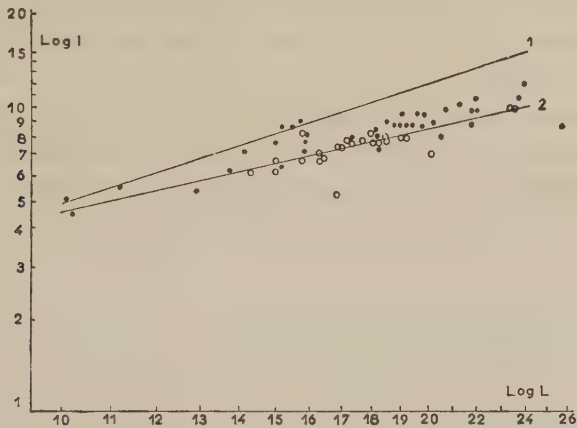


FIG. 32. — Valeurs de la longueur I des pinces des mâles et des femelles sacculinées, en fonction de la longueur L du céphalothorax par rapport aux valeurs trouvées pour les mâles et les femelles normaux.

Droite I. droite de régression correspondant aux pinces des mâles normaux.

$$y = 1,20 x + 0,39$$

Droite II. droite de régression correspondant aux pinces des femelles pubères normales.

$$y = 0,48 x + 1,11$$

(● = mâles sacculinés ; ○ = femelles sacculinées.

reil d'accrochage a disparu. Or, peu de temps après cette mue, nous nous sommes aperçue que le sac viscéral d'une Sacculine était en train de sortir.

Ces deux cas de caractères pubères acquis en automne sont les seuls que nous ayons eus en élevage. Aucune femelle normale n'a jamais acquis en élevage ces caractères adultes à cette époque.

Tous ces faits nous amènent à conclure que le parasite est bien responsable de l'hyperféminisation des femelles.

B. — MODIFICATIONS DES GONADES FEMELLES.

Femelles à Sacculine interne.

Lorsqu'au printemps nous avons capturé des femelles adultes qui n'étaient pas ovigères, nous les avons disséquées. Dans la plupart des

cas, ces femelles possédaient des Sacculines internes. A la dissection, nous avons trouvé des ovaires à différents degrés d'évolution, mais ils n'avaient jamais l'aspect d'ovaires normaux, et ils étaient toujours modifiés.

Dans le cas où la Sacculine n'a encore que peu de racines, les ovaires sont rouge orangé, les ovocytes sont visibles par place ; les ovaires se développent mais la vitellogénèse semble arrêter son évolution à certains stades.

Au contraire, chez les femelles dont les racines du parasite sont en grande extension, les ovaires sont à peine visibles ; quelques ovocytes se trouvent éparpillés par place, et la vitellogénèse semble stoppée dès le début de son développement. Les ovaires peuvent même ne comporter que quelques traînées blanchâtres composées d'ovocytes dégénérés.

Tous les intermédiaires sont possibles entre ces deux cas.

Femelles à Sacculine externe.

Les femelles à Sacculine externe présentent les mêmes différences ; cependant, le pourcentage d'animaux dont les ovaires sont en complète dégénérescence est plus fort que chez les femelles à Sacculine interne.

En conclusion, la Sacculine, interne ou externe, entrave l'ovogénèse et la vitellogénèse ; les œufs n'arrivent jamais à maturité et il n'y a jamais de ponte. Le fait que la Sacculine soit externe ou interne ne paraît pas influencer sur l'état des ovaires. Il semble plutôt que l'extension des racines ait une influence sur la dégénérescence plus ou moins avancée des gonades. Lorsque les animaux présentent à la dissection peu de racines parasitaires, les ovaires ont une ovogénèse et une vitellogénèse plus marquées. Au contraire, la présence de nombreuses racines coïncide avec une dégénérescence accentuée des gonades.

III. — Discussion et conclusions sur l'influence de la Sacculine sur les caractères sexuels de *Pachygrapsus marmoratus*.

A. — ACTION DE LA SACCULINE SUR LES GONADES.

Chez les mâles. — D'une part le parasite entrave le développement des gonades, d'autre part il peut transformer les gonades mâles en

gonades femelles, et il n'est pas prouvé que les deux influences soient liées.

Nous savons que chez les mâles la transformation des gonades en ovaires n'existe que lorsque l'influence du parasite s'exerce sur des Crabes très jeunes dont les gonades sont encore peu différenciées (p. 190). En effet, la transformation des gonades est le stade ultime de la féminisation. Mais lorsque nous disséquons des Crabes qui ont été parasités plus tardivement, leurs gonades sont seulement atrophiées à un degré plus ou moins accentué. La réduction des gonades doit être due en partie à l'action féminisante du parasite. Mais il se peut également que les gonades faisant partie d'un organisme affaibli aient des difficultés à se développer. Cette hypothèse est corroborée par l'action du parasite sur les femelles.

Chez les femelles. — La Sacculine ne provoque pas d'inversion sexuelle ; elle entrave seulement le développement des gonades. Il est curieux de constater que la Sacculine, dont l'influence sur les caractères sexuels mâles est beaucoup plus spectaculaire que sur ceux des femelles, atrophie plus les ovaires que les testicules. Cela est d'ailleurs normal ; l'ovogénèse et la vitellogénèse ont besoin pour se produire de réserves beaucoup plus abondantes que la spermatogénèse.

B. — ACTION DE LA SACCULINE SUR LES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES.

Nous avons vu que la Sacculine féminise les mâles en provoquant chez eux l'atténuation et la disparition des caractères spécifiques à leur sexe, et fait apparaître des caractères propres aux femelles. Nous avons vu également que chez les femelles la Sacculine provoque une hyperféminisation des caractères permanents créant ainsi une féminisation intermédiaire entre l'état ovigère et l'état de repos sexuel.

Il est logique de penser que l'action de la Sacculine est la même sur le mâle que sur la femelle ; selon un processus inconnu, la Sacculine fait évoluer les animaux des deux sexes vers une forme femelle.

Examinons plus longuement le cas des femelles en confrontant nos résultats avec ceux que nous avons relatés dans la première partie.

Nous avons vu (première partie, p. 138) que certains caractères sexuels des femelles étaient saisonniers et cycliques et que leur présence était liée à l'activité génitale ; nous nous sommes demandée si elle dépendait

de la maturation des gonades ou si les deux phénomènes étaient régis par un facteur commun. Or, si nous confrontons les résultats obtenus dans le cas des femelles sacculinées nous trouvons :

d'une part, que les mêmes caractères, périodiques chez les femelles normales, existent à l'état permanent (quoique légèrement réduits) chez les femelles sacculinées ; ils apparaissent en dehors de toute activité génitale.

d'autre part que le parasite entrave le développement des ovaires ; ceux-ci ne peuvent donc exercer une influence quelconque sur les caractères sexuels externes.

Ces caractères, développés en corrélation avec l'activité génitale chez les animaux normaux, apparaissent ici suivant un processus différent ; il faut admettre que leur apparition est liée à la présence du parasite.

A l'automne, les caractères sexuels périodiques n'existent pas ; la féminisation causée par le parasite s'ajoute donc à la féminisation normale de la femelle. Mais au printemps l'aspect des femelles sacculinées reste semblable à celui des femelles d'automne ; la féminisation apportée par le parasite ne s'ajoute pas à la féminisation normale des femelles au printemps. Il doit donc y avoir suppression des caractères sexuels périodiques, sinon les femelles sacculinées seraient encore plus féminisées que les femelles ovigères.

Comment la Sacculine supprime-t-elle les caractères sexuels périodiques ?

Si les caractères sexuels périodiques dépendent de la vitellogénèse, comme nous l'avons envisagé dans la première partie, le processus est simple ; la vitellogénèse est entravée par la Sacculine et en conséquence les caractères sexuels périodiques n'apparaissent pas.

Si les caractères sexuels périodiques dépendent d'une hormone sécrétée soit par l'ovaire, mais indépendamment de la vitellogénèse, soit par un organe inconnu, il faut admettre que la Sacculine agit sur l'ovaire ou sur cet organe en entravant sa sécrétion.

Quel que soit le processus de l'apparition des caractères sexuels périodiques, la Sacculine après l'avoir entravé, exerce ensuite sa propre influence ; son effet n'est pas de rendre permanents les caractères sexuels périodiques mais d'hyperféminiser les caractères permanents ; ceux-ci prennent alors une forme intermédiaire entre la forme de repos sexuelle¹ et la forme ovigère.

La Sacculine a donc deux influences sur la sexualité de son hôte : elle épuise et, en conséquence, entrave le développement des gonades mâles et femelles en changeant le métabolisme de l'hôte ;

elle a une influence féminisante qu'elle exerce sur les gonades mâles et sur les caractères sexuels externes des deux sexes.

Cette féminisation des caractères sexuels externes est indépendante des gonades ; en effet :

chez les mâles les caractères sexuels externes peuvent être très modifiés alors que la spermatogénèse continue ;

chez les femelles les caractères permanents s'hyperféminisent tandis que l'ovaire est très modifié.

dans les deux sexes, la Sacculine entrave le développement des gonades et fait apparaître les caractères sexuels femelles.

La transformation des gonades n'est donc pas la cause des modifications des caractères sexuels externes mais n'est qu'un aspect de la féminisation exercée par le parasite.

CHAPITRE VII.

MODIFICATIONS APPORTÉES PAR LA SACCULINE DURANT SON CYCLE EXTERNE DANS LA BIOLOGIE DE PACHYGRAPSUS MARMORATUS

Si la principale action du parasite à son stade interne est de modifier la sexualité de son hôte, celle qu'il exerce durant son stade externe est d'un tout autre ordre. Dès que la Sacculine a émis son sac viscéral, la croissance de son hôte est arrêtée et le tonus du Crabe qui, jusqu'alors, semblait normal, est diminué ; l'animal est épuisé par son parasite dont les besoins alimentaires augmentent.

I. — Aspect du Crabe à Sacculine externe.

Nous avons vu que le système de racines émis par le parasite épuisait son hôte dès le stade interne en drainant toutes les réserves au profit de la Sacculine. Cependant, le changement de métabolisme que cet affaiblissement provoque est surtout visible au stade externe. Les

racines continuent à se ramifier dans l'intérieur du corps de l'hôte et leur nombre augmente. L'aspect et l'allure du Crabe se modifient alors ; ce changement, déjà remarqué par VEILLET chez *Carcinus maenas* parasité, est d'autant plus visible chez *Pachygrapsus marmoratus* que cet animal est très agile lorsqu'il n'est pas parasité. *Pachygrapsus marmoratus* porteur d'une Sacculine a des mouvements ralentis ; il se laisse saisir plus facilement. Sa tranquillité facilite la fixation sur sa carapace d'algues, de serpules, de bryozoaires et de moules. La mortalité est très forte en élevage où il ne rencontre sans doute pas les conditions de survie suffisantes. Nous en avons d'ailleurs rencontré un certain nombre dans la nature qui étaient morts sur le bord du rivage. Tout concourt à nous faire constater un extrême affaiblissement chez les Crabes porteurs d'un parasite externe. Ce symptôme apparaît progressivement et cet épuisement est surtout visible chez les Crabes dont les Sacculines sont arrivées à maturité.

II. — Action inhibitrice de la Sacculine sur la mue.

Il est connu depuis longtemps que, lorsque la Sacculine devient externe, elle provoque un arrêt de la mue chez l'hôte qu'elle parasite ; mais la question s'est souvent posée de savoir si, dès son stade interne, sa présence n'entravait pas également, partiellement, la croissance du Crabe en raréfiant le rythme de ses mues et en diminuant son taux de croissance. En conséquence, nous avons d'abord essayé de déterminer si, durant le cycle interne de son parasite, la croissance de *Pachygrapsus marmoratus* était modifiée.

A. — INFLUENCE DE LA SACCULINE AVANT SA SORTIE.

Nous avons vu que la croissance des Crustacés était déterminée par deux facteurs, la fréquence des mues et l'augmentation des tailles ou taux de croissance à chaque mue. Nous étudierons l'un après l'autre ces deux facteurs chez les Crabes sacculinés.

1. — Fréquence des mues.

SMITH avait pensé que les mues étaient moins fréquentes chez les animaux parasités car la Sacculine épuisait les réserves du Crabe ; MIYASHITA (1941) et VEILLET (1945) ont depuis réfuté cette hypothèse ;

de leurs observations, ils ont conclu que les mues des Crabes à parasite interne n'étaient pas plus espacées que celles des animaux normaux. Les observations que nous avons pu effectuer, tant sur les animaux récoltés que sur ceux qui ont été mis en élevage, nous ont amenée aux mêmes résultats que ceux de ces deux auteurs.

Observations fournies par l'élevage.

Méthode. — Nous avons capturé et élevé pendant plusieurs mois des mâles à Sacculine interne. Les mues ont été recueillies et mesurées. Cette méthode nous a donné quelques difficultés. En effet, il nous a fallu comparer les fréquences des mues en élevage chez les animaux normaux et chez les animaux parasités ; or, nous avons vu (première partie, p. 126) que l'intermue est très variable chez les animaux normaux pris à la même taille et dans les mêmes conditions de température : nous avons trouvé chez les animaux parasités la même variabilité. Dans ces conditions, il est donc difficile d'établir une comparaison.

De plus, il ne faut pas oublier que, pour pouvoir établir la fréquence des mues d'un animal, il faut que celui-ci ait mué au moins deux fois ; or, un certain nombre de Crabes gardés en élevage ont eu leur Sacculine qui est sortie à la mue qui a suivi la capture ; les Crabes, en conséquence, n'ont plus mué. Le nombre de mues d'animaux à parasite interne que nous avons pu recueillir est donc relativement faible.

Résultats. — Dans l'ensemble des cas, nous n'avons pas rencontré de différences entre les résultats trouvés pour les animaux normaux et ceux des animaux sacculinés. Le nombre de mues recueillies a été trop limité pour que nous ayons pu effectuer, pour les Crabes parasités, des moyennes par tailles et par mois ; nous nous sommes donc contentée de donner la série des résultats trouvés en mettant en regard le chiffre trouvé pour la moyenne des animaux normaux à la même époque et à la même température. Ce tableau nous permet de constater que le rythme des mues est sensiblement égal dans les deux cas ; quelquefois, cependant, nous trouvons des intermues plus longues ; elles correspondent à des Crabes hyperféminisés qui, comme nous l'avons vu ci-dessus, ont été parasités très jeunes. Néanmoins, ce n'est pas une règle générale (Tableau XVIII).

Tableau XVII.

	Mâles normaux	Mâles élargis
Nombre total d'animaux	989	382
Nombre d'animaux venant de muer..	125	50
Pourcentage	12,5 %	13 %

Tableau XVIII.

Taille en mm	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Oct.	Novembre
8-9	30 2,00		39 1,86	30 1,75		55 1,33	34 31 1,75 1,80
9-10	32 1,61	43 1,56	19 1,88	31 1,98	42 38 1,48 1,60		35 1,85
10-11		33 1,51	53 30 1,76 1,66	25 1,67	52 1,50	52 1,60	
11-12	32 2,00		36 1,38	26 1,82		20 1,73	
12-13		59 45 42 46 1,20 1,75 1,65 1,48		32 35 1,91 1,75	34 32 1,70 1,85	31 1,51	82 1,30
13-14	45 42 1,73	39 1,96	56 36 1,53 1,75		41 36 1,60 1,71		43 1,55
14-15		53 1,24	72 1,33		41 1,79	36	
15-16			53 42 1,53 1,24	42 1,38		35 1,51	56 57 1,57 1,60
16-17							
17-18					56 1,53	64 1,20	
18-19						31 1,65	
19-20							40 47
20-23							1,41 1,43
23-24							67 1,38

Dans chaque case, le nombre du dessus indique le nombre de jours écoulés au cours d'une intermue ; le chiffre du dessous donne l'indice de féminisation.

Observations fournies par la statistique.

Nous avons contrôlé ces résultats en effectuant des récoltes d'animaux normaux et de mâles à abdomen élargi. Dans ces lots de Crabes, nous avons noté le nombre d'animaux qui venaient de muer et dont la carapace était molle : ces pourcentages sont sensiblement égaux dans les deux lots.

2. — *Taux de croissance.*

Nous avons essayé de déterminer si le taux de croissance restait égal à celui des animaux normaux. Là aussi, nous nous sommes heurtée à quelques difficultés. En plus de celles que nous avons énumérées plus haut, il s'est ajouté la faiblesse du taux de croissance des animaux normaux qui a rendu plus difficile la constatation éventuelle d'une différence.

Dans les résultats que nous avons obtenus, le taux de croissance a été à peu près le même que celui des animaux normaux, mais légèrement plus faible cependant. Le taux de croissance diminue également dans le cas des mâles hyperféminisés.

En résumé la croissance semble être à peu près la même chez les Crabes normaux et les Crabes parasités ; exception doit être faite cependant pour certains animaux hyperféminisés qui sont infestés très jeunes.

B. — INFLUENCE DE LA SACCULINE APRÈS SA SORTIE.

Dès que la Sacculine est externe, le Crabe s'arrête de muer ; la raison n'en est pas élucidée. VEILLET a émis l'hypothèse que le parasite, en épuisant son hôte, entravait la mise en réserve dans l'hépatopancréas du glycogène nécessaire à l'élaboration de la mue ; en effet, celle-ci ne se préparera pas.

C. — MUE DES CRABES A SACCULINE TOMBÉE.

Dans le cas où le *Pachygrapsus marmoratus* ne meurt pas avant son parasite, il devrait muer quand la Sacculine externe est tombée ; or nous n'avons jamais trouvé dans la nature de Crabes qui venaient de muer porteurs d'une cicatrice indiquant qu'ils avaient été parasités par une Sacculine externe. Nous avons tenté de savoir si les Crabes

pouvaient muer, en conservant en élevage des animaux dont la Sacculine était tombée ; de plus, nous avons pratiqué l'ablation expérimentale du sac viscéral¹. Nous avons pris soin d'enlever les Sacculines externes à différents stades de maturité ; si, chez certains, les Sacculines étaient prêtes à pondre, chez d'autres, la Sacculine n'était devenue externe que depuis 15 jours au maximum, et son action inhibitrice sur la mue avait donc été de courte durée. Les animaux en expérience ont été gardés pendant plusieurs mois ; certains sont morts, et parmi les survivants, aucun n'a jamais mué.

L'action du parasite sur la mue semble donc commencer dès la sortie de la Sacculine et être d'une durée dont les limites ne sont pas connues. Il n'est pas dit que ces Crabes ne puissent pas muer au bout d'un laps de temps inconnu. VEILLET a trouvé que les *Carcinus maenas* qui survivaient à leur parasite muaien après la mort de celui-ci. Il est possible que le *Pachygrapsus* soit plus sensible à l'action de la Sacculine et, qu'en conséquence, il mette un temps beaucoup plus long pour muer à nouveau après la mort du parasite.

RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE

On trouve des Crabes porteurs de Sacculine toute l'année mais en proportion variable ; beaucoup de larves sont émises à la fin de l'été et parasitent les jeunes Crabes. La Sacculine reste interne, semble-t-il, jusqu'au printemps suivant, soit un cycle de cinq à six mois. Lorsque les larves infestent des Crabes de très petites tailles, le cycle interne est certainement plus long. Au printemps les Sacculines deviennent externes et sont mûres quatre mois après.

Influence de la Sacculine sur les caractères sexuels de son hôte

A. — INFLUENCE SUR LES MÂLES.

Les caractères sexuels externes des mâles sont féminisés par la Sacculine, et on trouve des animaux féminisés à n'importe quelle taille.

1. Cette expérience nous a permis de vérifier que la Sacculine ne régénérât pas lorsqu'elle avait été enlevée. Cette observation avait déjà été effectuée par VEILLET (1945) et REINHARD (1954), contrairement à l'opinion de DAY (1935).

Cependant l'évolution de la féminisation est différente suivant l'âge de l'individu :

Lorsqu'il est jeune, son abdomen se féminise lentement et suit sensiblement l'évolution de l'abdomen femelle.

Lorsqu'il est infesté à une taille plus grande, son abdomen se modifie plus brusquement mais il évolue différemment de l'abdomen femelle.

Les gonades subissent également l'influence du parasite et peuvent être plus ou moins atrophiées ; dans certains cas les gonades peuvent même être en partie converties en ovaires. Il n'y a pas corrélation évidente entre la féminisation des caractères sexuels externes et la réduction des testicules.

Les modifications apportées par la Sacculine apparaissent dans un ordre déterminé et sont d'autant plus importantes que le Crabe a été parasité plus jeune. Les caractères sexuels apparus les derniers sont modifiés les premiers.

B. — INFLUENCE SUR LES FEMELLES.

L'aspect des femelles est invariable quelle que soit la saison ; le parasite provoque une hyperféminisation de certains caractères (en particulier les soies de la bordure de l'abdomen et de l'exopodite des pléopodes). La femelle prend alors un aspect intermédiaire entre la forme en période ovigère et la forme de repos sexuel. Il s'agit sans doute d'une hyperféminisation des caractères permanents, les caractères périodiques étant supprimés. Le développement des gonades est entravé : il est d'autant plus inhibé que les racines du parasite sont plus étendues.

L'hyperféminisation des caractères permanents ne se produit pas par l'intermédiaire des gonades mais sous l'influence du parasite qui a donc une action féminisante sur les caractères sexuels des deux sexes.

Inhibition de la mue. — Lorsque le parasite est externe, la mue est radicalement supprimée. Quand le sac viscéral n'existe plus (qu'il soit tombé ou qu'il soit enlevé expérimentalement), la mue ne se produit pas et cela quelle que soit la durée qui s'est écoulée entre la sortie du sac viscéral et la mort de celui-ci.

TROISIÈME PARTIE

INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES
SUR LA BIOLOGIE DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS**Introduction.*

De nombreux auteurs ont cherché à déterminer le rôle des organes du pédoncule oculaire dans la physiologie des Crustacés Décapodes ; ils ont essayé principalement de distinguer le rôle des deux glandes essentielles : la glande du sinus et la glande X. Tour à tour, furent ainsi découvertes les actions de ces massifs glandulaires dans diverses fonctions : action chromatique, action sur les rythmes nycthémeraux, sur la mue, la croissance, la longévité, le cycle du calcium, l'intensité respiratoire, la teneur en eau, l'activité locomotrice ainsi que sur les fonctions diabétiques et tyrosinasiques, et sur les phénomènes liés à la reproduction (maturation des ovaires et des testicules, formation des caractères sexuels externes).

La multiplicité des fonctions régies par le pédoncule oculaire a poussé certains auteurs à émettre l'hypothèse d'une relation possible entre ces diverses actions ; SCUDAMORE (1942) a pensé que certains phénomènes observés, accroissement de la teneur en eau et de l'intensité respiratoire, ainsi que la formation des gastrolithes, n'étaient qu'une conséquence de l'accélération du rythme d'intermue ; la maturation des ovaires pourrait en être également une manifestation (J.-B. PANOUSE 1946 et 1947). Il est même possible que l'augmentation des besoins alimentaires de certaines espèces, l'augmentation du rythme des mues et du taux de croissance ne soient que la conséquence d'un métabolisme accru (DRACH 1947).

Dans notre travail sur *Pachygrapsus marmoratus*, nous nous sommes seulement intéressée aux fonctions qui sont plus particulièrement liées au développement et qui ont un rôle biologique : mue, croissance et longévité d'une part, ponte et formation des caractères sexuels externes d'autre part.

Méthodes de travail.

Opération. — Les pédoncules oculaires ont été enlevés à l'aide de ciseaux fins ou d'une aiguille légèrement recourbée formant crochet à son extrémité.

Afin de combattre l'hémorragie qui se produit au moment de l'opération, nous avons essayé plusieurs méthodes :

— Nous avons ligaturé avec du fil la base du pédoncule oculaire ; celui-ci était enlevé quelques jours plus tard ; du fait de la ligature antérieure, il ne se produisait pas d'hémorragie.

— Nous avons également essayé de fermer la plaie causée par l'excision du pédoncule oculaire en étendant sur elle une mince couche de collodion.

— Le moyen qui nous a donné les meilleurs résultats a été de pratiquer l'ablation des pédoncules en deux temps, le second pédoncule étant enlevé un, deux ou trois jours après l'excision du premier. Le choc opératoire est ainsi moins brutal et la perte de sang causée par la première opération est déjà atténuée lorsque se produit la seconde. La mortalité à la suite d'opération est alors presque nulle ; exception doit être faite cependant pour les petits Crabes qui survivent difficilement lorsqu'ils sont opérés aux premiers stades de leur existence.

Nourriture. — Dès que l'opération a été effectuée, nous avons commencé à alimenter les Crabes. Il est curieux de constater que les animaux se précipitent sur la nourriture dans un temps extrêmement court après l'opération (parfois moins d'une demi-heure). Ce phénomène, que nous n'avons jamais rencontré chez les animaux normaux, subsistera durant toute la vie du Crabe opéré sauf dans les quelques heures qui précèdent et suivent leurs mues.

Elevage. — Les animaux ont été élevés dans les conditions décrites dans la première partie ; nous avons particulièrement veillé à l'aération des Crabes opérés : en effet, SCUDAMORE (1947) et BAUCHAU (1948) ont démontré que la quantité d'oxygène consommée par un animal était considérablement accrue lorsque celui-ci était privé de ses pédoncules oculaires.

Survie. — Dans ces conditions, les animaux ont survécu un certain nombre de mois. Cependant, la mortalité n'est pas négligeable ; il suffit, surtout lorsque la température est élevée, d'un arrêt minime dans la circulation d'eau pour observer une mortalité importante.

CHAPITRE VIII.

CROISSANCE DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS*
SANS PÉDONCULES OCULAIRESI. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires
sur les animaux normaux.A. — INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES
SUR LA MUE.1) *Historique du contrôle hormonal de la mue.*

MÉGUSAR, en 1912, constata une augmentation du nombre des mues chez les écrevisses aveugles. Ce ne fut qu'à partir de 1938 que cette observation fut reprise ; en quelques années, alors, plusieurs auteurs américains s'intéressèrent à l'influence des pédoncules oculaires sur la mue et constatèrent des mues anticipées chez les animaux qu'ils avaient opérés. Travaillant sur les Brachyours, A. A. et R. K. ABRAMOWITZ (1938 et 1940) sur *Uca pugilator*, HANSTRÖM (1939) sur *Eriocheir sinensis*, F. A. BROWN (1938), F. A. BROWN et O. CUNNINGHAM (1939) sur le Macroüre *Cambarus immunis*, observèrent ce phénomène. L'hormone qui en est responsable fut attribuée à la glande du sinus qui avait été découverte peu de temps auparavant par HANSTRÖM (1937) ; lorsqu'on greffait des glandes du sinus à des animaux opérés des pédoncules oculaires, ceux-ci effectuaient un nombre de mues moins grand que ceux qui n'avaient pas subi de greffe ; ils conclurent alors à l'existence d'une hormone inhibitrice de la mue sécrétée par la glande du sinus.

D'autres auteurs ont confirmé depuis cette conclusion : KLEINHOLZ et BOURQUIN (1941) sur *Uca pugilator*, SMITH (1940) sur *Cambarus clarkii*, KYER (1942) sur *Cambarus immunis*, DRACH (1944 et 1947) sur *Leander serratus*, SCUDAMORE (1948) sur *Cambarus immunis* et *Cambarus propinquus*, BAUCHAU (1948) sur *Eriocheir sinensis*, PASSANO (1951 et 1953) sur *Gecarcinus lateralis*.

Parmi ces auteurs, seuls, SMITH et DRACH ont élevé les animaux suffisamment longtemps pour observer l'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur plusieurs intermues successives, les autres

chercheurs ayant seulement noté le nombre statistique des mues des animaux opérés rapporté à celui des mues des animaux normaux. SMITH travaillant sur *Cambarus clarkii* a noté la durée de plusieurs intermues successives ; en expérimentant à température constante, il a trouvé un raccourcissement d'environ un tiers chez les animaux opérés des pédoncles oculaires. DRACH, en 1944, a expérimenté sur *Leander serratus* et s'est attardé plus spécialement sur les raccourcissements d'intermues en fonction de la température et a réussi à démontrer que l'hormone émise par le pédoncule oculaire n'agissait pas sur les derniers stades de l'intermue.

Le problème paraissait donc simple, non pas dans son processus, qui restait inconnu, mais dans son effet : une hormone émise par la glande du sinus était un facteur inhibiteur de la mue ; il suffisait que cette glande fût enlevée pour que le rythme des mues fût accéléré. Mais les expériences qui ont été faites durant les dernières années ont montré que le mécanisme hormonal de la mue était infiniment moins simple qu'on ne le supposait.

L'appareil sécréteur s'est d'abord révélé beaucoup plus complexe. Depuis 1951, de nombreux travaux publiés simultanément par PASSANO (1951 et 1952), BLISS (1951), FROST, SALOUM et KLEINHOLZ (1951), HAVEL et KLEINHOLZ (1951) WELSCH (1951), BLISS et WELSCH (1952), ont montré que l'hormone inhibitrice de la mue n'est pas sécrétée par la glande du sinus, mais par la glande X, la première n'étant en quelque sorte que le réservoir où s'accumule la substance produite par la seconde. Cette hormone est sécrétée par la « pars glandularis » de l'organe X ; elle est transmise par un tractus nerveux jusqu'à la glande du sinus et elle est ensuite libérée dans le sang.

De plus, l'hormone inhibitrice émise par le massif glandulaire, glande X-glande du sinus, a été contestée chez certaines espèces ; TRAVIS (1951) ne l'a pas trouvée chez *Panilurus argus* ; CARLISLE a nié également son existence chez *Carcinus maenas* (1954) et chez *Leander serratus* (1953 b), résultat qui a été confirmé chez cette dernière espèce par B. T. SCHEER et M. A. R. SCHEER (1954).

D'autre part, CARLISLE et DOHRN (1953) ont découvert dans le pédoncule oculaire de *Lysmata seticaudata* une hormone accélératrice de la mue ; elle est sécrétée par les cellules neurosécrétrices de l'organe X (CARLISLE 1953) et elle est libérée par la partie distale de l'organe X. Cette hormone est surtout produite au moment où les mues sont fré-

quentes et son injection à des animaux en période de repos exuvial provoque la mue. A la suite de ses travaux, CARLISLE a émis l'hypothèse de deux hormones pédonculaires agissant sur la mue ; l'une, accélératrice, serait produite en période de mues ; l'autre, inhibitrice, serait sécrétée à l'époque où les animaux ne muent pas.

Cette hypothèse expliquerait les différents résultats qui ont été trouvés jusqu'ici ; les auteurs américains opérant sur des animaux qui présentent un cycle saisonnier de mues, auraient expérimenté à la saison où l'hormone inhibitrice est sécrétée et n'auraient pu ainsi déceler l'existence d'une hormone accélératrice. Si les animaux sont opérés durant la saison de la mue — c'est ce qu'a réalisé CARLISLE sur *Carcinus maenas*, mais ces conditions semblent avoir été defectueuses (VEILLET 1955), — ils ne mueraient pas plus que les animaux non opérés, car il n'y a pas alors sécrétion d'hormone inhibitrice. Lorsque les animaux ne présentent pas de saison spécifique de mue, ils muent toute l'année (c'est le cas de *Panilurus argus* et de *Leander serratus*), l'hormone inhibitrice n'est pas décelable et l'ablation des pédoncules oculaires ne provoque pas une accélération du rythme d'intermue.

Cependant, le problème semble encore plus complexe. Non seulement les différentes espèces d'animaux ne présentent pas les mêmes réactions lorsqu'on enlève les pédoncules oculaires, non seulement, à l'intérieur d'une même espèce, ils peuvent présenter un cycle hormonal coïncidant avec le cycle de la mue, mais, dans une même espèce, à la même époque, certains animaux peuvent avoir un cycle de mue arrêté pendant que d'autres élevés dans les mêmes conditions, ont un cycle de mues accéléré ; c'est ce qu'a trouvé DÉMEUSY (1955) sur *Carcinus maenas*, animal déjà cité plus haut dans les expériences de CARLISLE.

Les résultats semblent donc peu cohérents et nous discuterons plus loin l'ensemble de cette question.

Signalons enfin que le contrôle hormonal de la mue n'est pas uniquement situé dans le pédoncule oculaire ; une autre glande produit une hormone accélératrice de la mue. Elle a été découverte par GABE (1953) qui l'a appelée « glande Y » ; chez les Décapodes, elle est située sur le deuxième métamère maxillaire et elle est innervée par le ganglion sous-œsophagien. G. ÉCHALIER (1954 et 1955) a prouvé que l'ablation de cette glande provoquait un arrêt de la mue chez *Carcinus maenas*.

En résumé, en l'état actuel de nos connaissances, trois hormones de mue ont été décelées :

— une hormone inhibitrice de la mue. Elle a été trouvée chez divers Brachyours, Macroours et Natantia ; elle est sécrétée par la « pars glandularis » β de l'organe X et elle est transmise par la glande du sinus.

— deux hormones accélératrices : la première, découverte chez un Natantia (*Lysmata seticaudata*) est sécrétée par la « pars glandularis » α de l'organe X et transmise à la partie distale du même organe ; la seconde sécrétée par la glande Y ; la présence de cette glande a été décelée chez 48 espèces différentes de Crustacés.

2) Résultats des expériences pratiquées sur *Pachygrapsus marmoratus*.

L'ablation des pédoncules oculaires a été pratiquée au printemps, en été et en automne sur des Crabes de différentes tailles ; nous avons suivi les animaux jusqu'à leur mort ; ils ont mué plusieurs fois et l'intervalle de temps qui s'est écoulé entre chaque mue a été noté.

Nous avons établi deux tableaux en tenant compte, comme dans le cas des animaux normaux (première partie, p. 127), de la taille des animaux et de la température de l'eau de mer. Le Tableau XIX nous donne la durée du cycle de l'intermue des animaux opérés en fonction de la longueur de leur céphalothorax (les longueurs sont données de millimètre en millimètre), et la température mensuelle ; le Tableau XX nous donne le pourcentage de raccourcissement d'intermue par rapport aux animaux non opérés en fonction de la taille et de la température ; les taux de raccourcissement sont donnés pour des tailles variant en demi-centimètre ¹.

a) *Rythme des mues*. — L'intermue est extrêmement raccourcie, quelle que soit la taille de l'animal et la saison de l'expérience ; le raccourcissement de la durée d'intermue par rapport à la durée moyenne d'intermue des animaux normaux est au minimum de 38 % et peut dépasser 75 % (Tableau XX). Ces chiffres sont énormes si on les compare à ceux qui ont été trouvés chez d'autres espèces ; chez *Cambarus clarkii*, SMITH a trouvé un taux de raccourcissement d'environ 35 %, et DRACH, sur *Leander serratus*, un taux de 20 à 32 %.

b) *Influence de la taille*. — BAUCHAU (1948) a trouvé, chez *Eriocheir sinensis*, que l'accélération du rythme des mues était uniforme, quelle que soit la taille de l'animal. Chez *Pachygrapsus marmoratus*, nous avons trouvé des résultats légèrement différents. Comme dans le cas

1. Ces comparaisons entre animaux opérés et animaux normaux comportent forcément un pourcentage d'erreurs qui n'est pas négligeable ; en effet, nous avons vu la variabilité des intermues chez les animaux normaux, ce qui a rendu la moyenne des chiffres obtenue très approximative ; chez les animaux opérés, cette variabilité existe également, moins forte cependant (Tableau VIII).

Tableau XIX. — INTERMUES DES ANIMAUX OPÉRÉS.

	4-5 mm				5-6 mm				6-7 mm				7-8 mm				8-9 mm			
	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N
Mai.....	16	—	—	1	12	11	13	2	18,5	18	19	2	18,5	17	20	2	18	18	—	3
Juin	16	—	—	1	14,6	14	16	3	9	9	9	2	13,3	12	14	3	8	—	—	1
Juillet					10	—	—	1	9	—	—	1	9	—	—	1	8,7	8	9	4
Août	8	8	9	3					9	—	—	1	10	9	4	3	12	11	13	2
Septembre..	10	9	11	4	11	—	—	1	12,3	11	13	3	16	14	18	2	19	—	—	1
Octobre ...																				
Novembre .																				
Décembre...																				

	9-10 mm				10-11 mm				11-12 mm				12-13 mm				13-14 mm			
	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N
Mai.....	16,3	16	17	3	18	—	—	1	18,5	18	19	2	21	—	—	1	16	—	—	1
Juin	15,3	13	18	6	15,3	12	18	6	15,6	14	17	5	17,5	15	20	2	16,8	14	19	5
Juillet					11,6	9	15	3	13,6	12	17	3	14	13	15	2	13	—	—	1
Août	11,4	9	13	5	10,2	8	12	10	9,8	8	13	8	12	11	13	5	10,8	8	12	5
Septembre..					10	—	—	1	13,2	10	15	4	14,7	11	18	4	14,3	10	18	3
Octobre ...	11,6	10	13	6	12	12	12	2	14	13	15	4	12	12	12	2	14	13	17	6
Novembre .	15,5	13	18	2					14	—	—	1	14	—	—	1	18	—	—	1
Décembre...																				

my : moyenne des nombres trouvés — m : valeur minima trouvée — M : valeur maxima trouvée — N : nombre de mesures.

Tableau XIX. — INTERMUES DES ANIMAUX OPÉRÉS (suite).

[illegible]

des animaux normaux, la durée de l'intermue est bien fonction de la taille ; elle est plus courte lorsque l'animal est plus petit (Tableau XIX). Mais si nous examinons le Tableau XX, nous voyons que le taux de raccourcissement de l'intermue est plus important chez les animaux adultes ; en octobre, par exemple, il est de 38 % seulement chez les animaux dont la taille est inférieure à 5 mm, et il atteint plus de 68 % chez ceux dont la taille dépasse 10 mm. La taille de l'animal a donc une influence sur la durée d'intermue, mais cette influence joue un rôle beaucoup moins important que chez les animaux non opérés.

c) *Influence de la température.* — DRACH avait trouvé chez *Leander serratus* que la température exerçait son influence aussi bien chez les animaux normaux que sur les animaux privés de leurs pédoncules oculaires ; il a observé qu'entre 10° et 14° le pourcentage de raccourcissement de l'intermue était de 23,5 %, et de 15 % à une température plus élevée ; au contraire, il augmente pour des températures inférieures à 10°. Autrement dit, dans le cas de *Leander serratus*, le taux de raccourcissement d'intermue est d'autant plus fort que la température est plus basse. BAUCHAU a étudié également le rôle de la température, et a montré que l'intermue est d'autant plus courte chez *Eriocheir sinensis*, que la température est plus forte ; mais il n'a pas comparé les intermues des animaux opérés à celles des animaux normaux.

Dans le cas de *Pachygrapsus marmoratus*, le Tableau XIX nous montre que, pour une taille donnée, la durée de l'intermue est d'autant plus courte que la température est plus élevée. Si nous considérons le pourcentage de raccourcissement de l'intermue en fonction de la température à celui des animaux normaux, nous voyons qu'il n'est pas uniforme ; nous voyons qu'il est d'autant plus fort que la température est plus élevée ; mais pour les animaux dont la longueur du céphalo-thorax est plus grande, la température ne semble pas jouer un rôle aussi important.

d) *Discussion.* — En aucun cas, la mue n'a été arrêtée, contrairement à ce qui se produit chez *Carcinus maenas* ; rappelons que, chez cette espèce, DÉMEUSY a trouvé la mue inhibée dans certains cas, et que CARLISLE a même constaté qu'elle était toujours inhibée quand l'ablation des pédoncules oculaires avait lieu à l'époque de l'activité exuviale des animaux.

Nous n'avons jamais décelé chez *Pachygrapsus marmoratus* l'influence

d'une hormone accélératrice produite par les pédoncules oculaires. Or, rappelons (première partie, p. 127) que cet animal ne présente pas une saison spécifique de mues mais, que le rythme de ses mues est cependant plus rapide durant les mois de grosse chaleur ; or, nous venons de voir que l'ablation des pédoncules oculaires provoque des intermues d'autant plus courtes que la température est plus élevée. Contrairement à l'hypothèse de CARLISLE, l'hormone inhibitrice de la mue ne doit pas être seulement produite chez les animaux présentant un cycle de mues saisonnier, pendant la période où ils ne muent pas ; de toute façon, ce n'est pas le cas de *Pachygrapsus marmoratus*, et il est vraisemblable, comme nous le verrons plus loin, que la diversité des résultats trouvés jusqu'ici dans les espèces étudiées soit due à une tout autre cause.

B. — INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LA CROISSANCE.

Les différents auteurs qui ont observé les rythmes de mues accélérés se sont généralement intéressés également au taux de croissance des animaux opérés et ont été unanimes à reconnaître que les taux de croissance étaient beaucoup plus élevés chez les animaux privés de leurs pédoncules oculaires. SCUDAMORE (1942), DRACH (1944) et BAUCHAU (1948) se sont particulièrement intéressés à cette question.

SCUDAMORE a trouvé un taux de croissance beaucoup plus fort chez *Cambarus immunis* privé de ses pédoncules oculaires ; DRACH a obtenu des résultats peu précis, étant donné que le taux de croissance est à la fois faible et très variable chez *Leander serratus* non opéré ; il a pu cependant conclure que le taux de croissance est plus fort chez les animaux opérés lors de la première mue, et qu'il est sensiblement égal à celui des animaux normaux lors de la deuxième mue post-opératoire. BAUCHAU a trouvé que le taux de croissance augmente chez *Eriocheir sinensis* sans pédoncules et que, lorsque les mues sont très fréquentes (quand la température est élevée), le taux de croissance a tendance à diminuer en restant cependant supérieur à celui des animaux normaux.

Cas de Pachygrapsus marmoratus (fig. 33).

Nous avons établi la moyenne des taux de croissance en fonction de la température et de la taille. Le Tableau XXI nous donne les valeurs

détaillées pour les longueurs de céphalothorax données de 5 à 30 millimètres (de millimètre en millimètre). Le Tableau XXII nous donne le condensé des valeurs trouvées, groupées par demi-centimètre, en comparaison avec les valeurs trouvées pour des animaux non opérés de même taille. Ces deux tableaux nous montrent que le taux de croissance est plus fort chez les animaux opérés que chez les animaux nor-

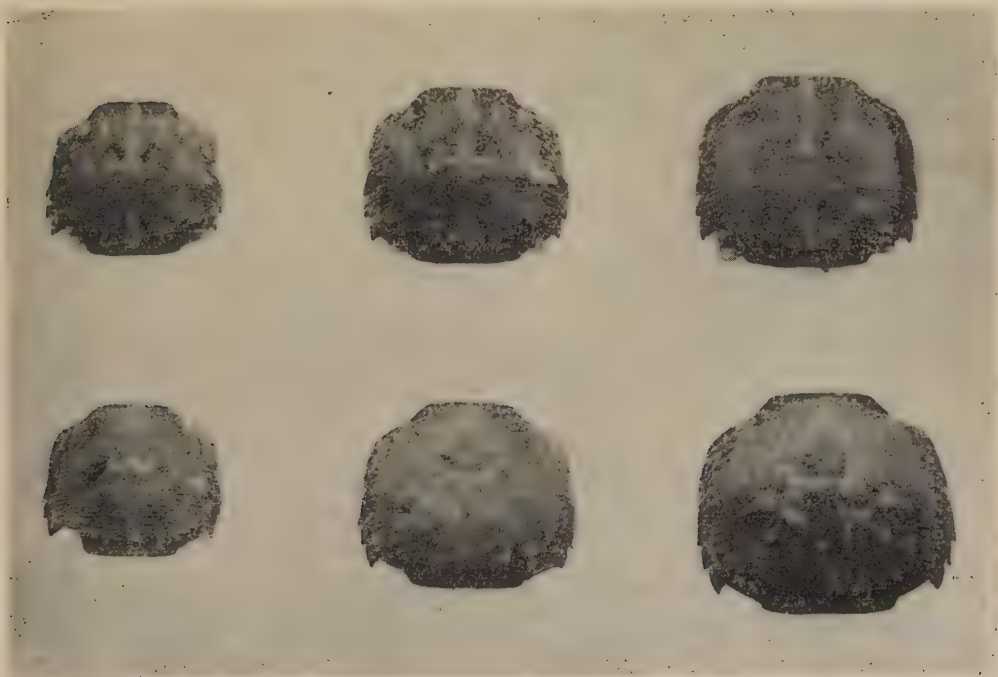


FIG. 33. — Croissance des animaux privés de leurs pédoncules oculaires : comparaison de la croissance effectuée en trois mues entre des animaux privés de leurs pédoncules oculaires, et des animaux normaux.

En haut : animaux normaux.

En bas : animaux sans pédoncules oculaires.

maux, et qu'il diminue légèrement lorsque la taille augmente. Lorsque nous examinons les chiffres trouvés, nous voyons une légère diminution des taux de croissance en juillet (du moins pour les petits Crabs) ; mais si nous nous reportons au Tableau XIX, nous voyons que le mois de juillet ne correspond pas aux intermues les plus courtes et que celles-ci sont situées en août et même en septembre ; il ne faut donc pas penser que, chez *Pachygrapsus marmoratus* opéré des pédoncules oculaires, les taux de croissance les plus faibles correspondent à l'époque où les mues

Tableau XXI. — TAUX DE CROISSANCE.

	4-5 mm				5-6 mm				6-7 mm				7-8 mm				8-9 mm			
	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N	my	m	M	N
Mai					123	116	130	2	118	—	—	1	119	116	122	2				
Juin	118	—	—	1	123	117	130	2	126	—	—	1	121	120	122	2	122	—	—	1
Juillet																				
Août													122	—	—	1	123	—	—	1
Septembre .									126	—	—	1	124	114	127	3				
Octobre /...					117	—	—	1	119	116	127	3					121	121	121	2
Novembre ..													120	126	115	2	120	—	—	1
Décembre ..																				

my : moyenne des nombres trouvés.
m : valeur minima trouvée.
M : valeur maxima trouvée.
N : nombre de mesures.

sont les plus fréquentes. L'écart n'est d'ailleurs pas suffisamment important pour que l'on puisse en tirer une conclusion.

Nous n'avons pas utilisé pour établir ces deux Tableaux les taux de croissance des animaux dont la mue avait suivi de très près l'ablation des pédoncules oculaires ; l'opération n'avait pu encore avoir de conséquence sur l'organisme et les taux de croissance qui ont été trouvés étaient semblables à ceux des animaux normaux.

Nous nous sommes demandée si le taux de croissance avait tendance à diminuer lorsque les animaux avaient effectué plusieurs mues successives ; nous avons donc comparé les taux de croissance d'animaux qui effectuaient leur troisième, quatrième, cinquième ou sixième mue, avec ceux des animaux de même taille, opérés également, et qui n'avaient encore mué qu'une ou deux fois.

Lorsque les animaux ont mué trois ou quatre fois, leur taux de croissance reste sensiblement égal à celui des animaux qui ont été opérés peu de temps auparavant.

Tableau XXII. — TAUX DE CROISSANCE DES ANIMAUX OPÉRÉS.

Mois	Taille en mm				
	< 10	10-15	15-20	20-25	25-30
Mai.....	122	120	115	—	
Juin.....	125	121	119	—	
Juillet.....	119	119	119	118	
Août.....	122,5	120	117	118	
Septembre.....	125	120	120	116	
Octobre.....	124	121	118	116	116
Novembre.....	121	123	119	119	115
Décembre.....	—	—		118	114
Valeur moyen. des animaux normaux..	115	114,5	112,2	108,5	

Lorsque les animaux ont mué cinq ou six fois, il y a généralement une diminution de leur taux de croissance par rapport à la moyenne relatée dans les deux Tableaux, mais cependant, il reste supérieur à celui des animaux non opérés. Nous n'avons pas tenu compte, dans nos Tableaux XXI et XXII, des nombres fournis par les dernières intermues d'animaux ayant mué cinq ou six fois. Cette diminution

du taux de croissance correspond à la dernière phase de la vie des animaux ; ils meurent après la cinquième ou la sixième mue ; elle correspond donc à un affaiblissement qui précède la mort de l'individu.

Chez les Crabes opérés, le rythme des mues et le taux de croissance sont donc plus forts, et, comme l'a signalé ABRAMOWITZ, l'ablation des pédoncules oculaires devrait avoir le gigantisme pour conséquence. Malheureusement, avant d'atteindre ce stade, les individus opérés meurent ; cette mortalité prématurée a été signalée par divers auteurs qui en ont donné différentes interprétations.

C. — LONGÉVITÉ DES ANIMAUX OPÉRÉS.

Certains auteurs (BROWN et CUNNINGHAM, A. A. et R. K. ABRAMOWITZ) ont pensé que la faible longévité qu'ils ont observée provenait d'accidents d'exuviation ; inversement, ils trouvent que le nombre des mues et la mortalité s'abaissent parallèlement lorsqu'ils effectuent des implants de pédoncules oculaires à des animaux auxquels on les a enlevés préalablement.

SMITH et DRACH ont pensé, au contraire, que le rythme accéléré des mues n'avait aucun effet sur la longévité ; SMITH appuie son hypothèse sur le fait suivant : à températures différentes, il obtient un rythme des mues plus ou moins accéléré, tandis que la survie des animaux opérés reste constante. DRACH (1947) a émis la même hypothèse ; travaillant sur *Leander serratus*, il ne pense pas non plus à une liaison entre les deux phénomènes, mue et longévité ; il observe les cas de mortalité en fonction des stades d'intermue et constate que la mort se produit à des stades indéterminés de l'intermue. Les auteurs américains avaient trouvé des temps de survie très faibles chez *Cambarus immunis* et *Cambarus clarkii*. DRACH est arrivé, au contraire, à conserver des animaux pendant une durée allant de 60 à 150 jours ; il conclut que la longévité semble variable d'une espèce à l'autre.

En résumé, les travaux publiés montrent tous une mortalité accrue chez les animaux privés de pédoncules oculaires, mais les causes de ce phénomène ne semblent pas, chez tous les auteurs, liées à la mue.

Cas de Pachygrapsus marmoratus.

Comme les auteurs cités plus haut, nous n'avons pas tenu compte de la mortalité post-opératoire se situant dans les 48 heures après l'opé-

ration ; cette mortalité d'ailleurs a été peu importante, comme nous l'avons déjà souligné. Cependant, il faut également écarter les accidents d'élevage ; l'absence d'eau courante, due à des canalisations obstruées entre les boîtes, ou à un arrêt dans l'arrivée de l'eau de mer à la canalisation principale, est une cause de mortalité ; les animaux privés de leurs pédoncules oculaires s'asphyxient très vite, particulièrement durant l'été.

La mortalité dans ce que nous pouvons appeler « les accidents d'exuviation » n'est pas négligeable ; dans ce cas, les animaux n'arrivent pas à se dégager de leur exuvie ; rappelons que ces accidents d'exuviation se produisent également chez les animaux normaux ; la croissance étant plus forte chez les animaux opérés, ceux-ci ont peut-être plus de difficultés à se dégager d'une exuvie trop petite ; ou bien sont-ils trop épuisés pour supporter la fatigue d'une mue.

Mais la plupart des animaux meurent sans raison définie.

Le Tableau XXIII nous donne le nombre d'animaux morts, en fonction du nombre de jours qui s'écoulent entre la dernière mue et la mort. Sur 145 animaux, 18 sont morts sans pouvoir se dégager de leur exuvie.

Tableau XXIII.

Nombre de jours après la mue.....	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Mortalité	36	18	17	9	8	10	2	4	4	2	2	2	1	1
Nombre de jours après la mue.....	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
Mortalité		2	1	1	1	1	1	1		1	1		1	

La plus forte mortalité se situe donc dans les cinq premiers jours qui suivent la mue ; lorsque les animaux meurent peu de temps après leur mue, la carapace ne se solidifie généralement pas ; trois ou quatre jours après avoir effectué cette exuvie, elle peut ne pas s'être durcie et être aussi molle que celle d'un animal qui aurait mué une ou deux heures auparavant.

A la dissection, les animaux présentent un aspect particulier, très

différent de celui des animaux normaux ; l'hépatopancréas, qui habituellement occupe une grande partie de l'intérieur du Crabe, et qui est bourré de réserves, est extrêmement réduit, de couleur jaune très pâle (il est normalement orangé) ; l'animal semble avoir brûlé toutes ses réserves.

Temps de survie.

Comme l'a remarqué DRACH sur *Leander serratus*, le temps de survie est très variable ; sur 190 animaux élevés durant l'année 1953, 24 Crabes ont vécu plus de 100 jours, et, parmi ces 24,8 seulement ont vécu plus de 150 jours ; 70 ont vécu plus de 50 jours.

Nous avons déjà signalé que les petits Crabes opérés des pédoncules oculaires étaient très difficiles à élever ; les petits Crabes dont la longueur du céphalothorax est inférieure à 5 mm ne vivent généralement pas longtemps.

Rapport entre la longévité et la croissance.

Il ne nous semble pas, d'après les observations que nous avons pu accumuler, que la mue ait un effet direct sur la longévité ; il nous semble plutôt que la répétition des mues, dont les préparations successives provoquent une série de phénomènes dans l'organisme de l'animal, épuise celui-ci. Au bout d'un certain nombre de mues, l'animal épuisé par une augmentation du métabolisme ne doit plus pouvoir surmonter la répétition de ce phénomène.

En fait, le raccourcissement de la vie du Crabe ne provient pas directement de l'ablation des pédoncules, mais du changement de métabolisme que cette ablation provoque ; l'animal épuisé par une croissance extraordinaire est à la merci du moment critique de la mue.

II. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue des animaux parasités.

INTRODUCTION.

Lorsque la Sacculine devient externe, le *Pachygrapsus marmoratus* s'arrête de muer ; c'est le cas de tous les Crabes parasités par des Sacculines¹. Mais, de plus, lorsque le sac viscéral de son parasite est enlevé,

1. Certains Rhizocéphales, tels que les Peltogastrides, n'entravent pas la mue de leurs hôtes qui continuent à muer après la sortie du sac viscéral de leur parasite.

ou qu'il meurt, l'hôte ne mue pas à nouveau ; nous avons vu (p. 206) que nous n'avions jamais observé de mue chez des animaux qui avaient perdu le sac viscéral de leur Sacculine ; de même, nous n'avons jamais trouvé dans la nature une exuvie portant une trace de cicatrice de Sacculine. Il ne paraît pas que le Crabe survive souvent à la mort de son parasite, et, dans les cas très rares où il vit, il ne doit pas se remettre à muer ¹.

La raison de l'inhibition de la mue n'a jamais été élucidée ; mais, comme l'a signalée VEILLET (1945), si une mue se préparait, elle entraînerait la mort de l'animal : en effet, le sac viscéral ne peut se glisser dans la fente exuviale très réduite et le pédoncule du sac viscéral est rivé à la chitine de l'hôte ; comme l'explique VEILLET, ces raisons mécaniques ne peuvent empêcher la préparation physiologique de la mue. Or, elle ne se prépare pas.

Le sac viscéral de la Sacculine produit-il une sécrétion inhibitrice de la mue ? — Agit-il sur l'hormone inhibitrice de la mue en hypertrophiant son action ? Agit-il sur l'organe Y ? — Nous avons pu constater que les pédoncules oculaires contenaient rarement des racines de Sacculine ; le fait a été surtout observé chez *Carcinus maenas* parasité par *Sacculina carcini*, par VEILLET qui a également vérifié que les racines ne pénétraient pas dans la glande Y (VEILLET 1955). Mais l'hypothèse d'une action indirecte du parasite n'était cependant pas impossible.

C'est pourquoi il nous a paru intéressant de pratiquer l'ablation des pédoncules oculaires à des mâles à Sacculine externe afin de pouvoir observer l'influence de cette opération dans le cas des animaux parasités. En effet, nous venons de voir l'accélération du rythme d'intermue chez les animaux sans pédoncules oculaires. La question se posait donc de savoir si l'ablation de ces organes suffisait à provoquer le déclenchement de la mue chez les animaux porteurs d'une Sacculine externe.

Élevage.

Les animaux ont été opérés et élevés dans les conditions qui ont été précisées ci-dessus ; mais le pourcentage de survie a été très faible ; nous avons vu la fragilité des animaux normaux qui sont privés de leurs

1. VEILLET a signalé avoir trouvé à Sète des exuvies de *Carcinus maenas* porteuses de cicatrices de Sacculine. Le *Carcinus maenas* peut donc muer après la mort de son parasite.

pédoncules oculaires ; la survie est encore plus faible chez ceux qui sont parasités ; la mortalité est d'autant plus forte que le parasite porté par l'animal est à un degré de maturité plus avancé. Certains meurent dans les quelques heures qui suivent l'opération ; les autres meurent généralement dans un laps de temps plus court que les animaux non parasités.

Expériences.

Nous avons pratiqué deux expériences :

1) Nous avons enlevé les pédoncules oculaires à des animaux auxquels nous avons laissé le sac viscéral de leur parasite externe ; ceux-ci étaient à différents degrés de maturité. Parmi les survivants (certains ont vécu plusieurs mois), aucun n'a jamais mué.

2) Nous avons privé de leurs pédoncules oculaires les animaux dont nous avons enlevé le sac viscéral de leur parasite ; les sacs viscéraux étaient coupés à la base de leur pédoncule, et étaient enlevés le même jour que les pédoncules oculaires de l'hôte. Les survivants ont presque tous mué ; certains ont même mué deux et trois fois (Tableau XXIV).

La mue ne s'est pas produite dans un délai fixe après l'opération. Il peut même s'écouler plusieurs mois entre le moment où l'animal a été opéré et la mue.

Tableau XXIV.

État de la Sacculine	Ablat.	Mue	Interv.	2 ^e Mue	Interv.	Sexe	Taille en mm
naissante.....	24/2	17/5	54			♀	17,8
naissante.....	10/4	28/5	48	22/6	25	♂	22,0
naissante.....	24/4	11/8	109			♂	21,0
naissante.....	30/4	29/6	60			♀	18,2
naissante.....	7/5	8/6	32	6/8	59	♀	18,7
naissante.....	15/5	1/7	47			♂	16,1
naissante.....	4/8	3/9	30			♀	20,9
tombée.....	27/8	28/9	32			♀	16,5

Discussion.

Rappelons l'expérience dont nous avons déjà noté les résultats (p. 00) ; les animaux parasités auxquels on enlève les sacs viscéraux

ne muent pas, même lorsqu'ils sont enlevés dès leur sortie et qu'ils n'ont pas pu encore absorber les réserves de l'hôte.

Il faut donc écarter l'hypothèse d'une substance inhibitrice de la mue produite par le sac viscéral puisque l'ablation des sacs viscéraux ne suffit pas pour faire muer l'animal.

De même, l'ablation des pédoncules oculaires ne déclanche pas la mue chez les animaux qui ont gardé leur Sacculine externe. L'hypothèse d'une hypersécrétion de l'hormone inhibitrice du pédoncule oculaire sous l'influence du parasite est donc à rejeter, la suppression de la source de cette hormone ne suffisant pas pour faire muer les animaux.

On pouvait croire également à une inhibition mécanique de la mue ; la présence du sac viscéral transmettant par voies nerveuses au cerveau et aux organes associés du pédoncule oculaire une inhibition analogue à celle causée par la présence des embryons sur les pléopodes. Le fait que ni l'ablation du sac viscéral d'une part, ni l'ablation des pédoncules oculaires d'autre part, ne provoquent la mue, détruit également cette hypothèse.

Pour que la mue se produise à nouveau, il faut l'ablation simultanée du sac viscéral du parasite et des pédoncules oculaires de l'hôte ; on doit alors admettre que l'évagination du sac viscéral, qui coïncide avec la maturation des gonades du parasite, entraîne un drainage des réserves de l'hôte et provoque, en conséquence, un ralentissement du métabolisme, ralentissement qui se prolonge même après la mort du parasite : la diminution du métabolisme persiste alors, le Crabe ne surmonte pas son affaiblissement et il ne mue plus. Mais l'ablation des pédoncules oculaires provoque une augmentation du métabolisme ; celle-ci n'est pas suffisante pour contrebalancer l'effet du parasite lorsqu'il est encore vivant, mais permet à l'animal, lorsque son parasite est mort, de reprendre une vitalité accrue ; le Crabe mue à nouveau.

Un point reste obscur ; tant que le parasite est interne, la mue se produit ; dès que le parasite est devenu externe, la mue ne s'effectue plus et l'ablation du sac viscéral dans les quelques jours qui suivent son évagination n'entraîne pas pour son hôte la possibilité d'une mue. Cependant, le parasite n'a pas pu encore drainer les réserves de l'hôte et celui-ci à première vue semble proche des conditions où il se trouvait lorsque le parasite était encore interne.

L'inhibition de la mue chez les Crabes à parasite externe est donc loin d'être élucidée. Il est possible que l'épuisement du Crabe par la matu-

ration du sac viscéral ne soit pas le seul facteur déterminant de l'inhibition de la mue chez l'hôte, mais que ce facteur subsiste seul lorsque le parasite est mort.

CHAPITRE IX.

INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LA PONTE

L'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la ponte ne fut découverte qu'en 1943 par PANOUSE (1943-1944-1946-1947); en pratiquant l'ablation des pédoncules oculaires à *Leander serratus*, il observa un développement anormal des ovaires, et des pontes prématurées. L'expérience fut étendue aux Macroures par F. A. BROWN et M. G. JONES (1947) sur *Cambarus immunis*, et aux Brachyours, également par ces deux auteurs sur *Uca pugilator* (1949), par VEILLET et DÉMEUSY (1952) et DÉMEUSY (1955) sur *Carcinus maenas*; l'expérience fut également reprise récemment chez les Natantia (sur *Lysmata seticaudata* par CARLISLE 1953 c). Tous ont observé une maturation accélérée des ovaires, et des pontes prématurées. Nous avons vu dans une note préliminaire (1954) qu'en renouvelant cette expérience sur le *Pachygrapsus marmoratus* nous avons trouvé des résultats légèrement différents.

I. — Étude de la ponte chez *Pachygrapsus marmoratus* sans pédoncules oculaires.

En tenant compte des observations (première partie, p. 114) qui ont été effectuées sur les différentes phases de la ponte chez les femelles, nous avons essayé de déterminer l'influence des pédoncules oculaires sur la maturation des ovaires, et cela aux différentes époques biologiques de leur cycle normal.

A. — FEMELLES PUBÈRES.

1) Période préovigère.

a) Première expérience. — Les animaux ont été opérés à la fin de février, c'est-à-dire à l'époque où débutent l'ovogénèse et la vitello-

génèse chez les animaux normaux ; les femelles ont été élevées jusqu'au mois de mai ; à cette époque, rappelons-le, les femelles sont ovigères ou sur le point de pondre et leurs ovaires sont bourrés d'œufs de couleur marron. Or, les femelles opérées n'ont pas pondu ; elles présentent à la dissection des ovaires de coloration rose foncé, parfois même rose clair ; les ovocytes sont légèrement visibles et les ovaires ne sont pas gonflés.

Ces femelles ont mué plusieurs fois après leur opération.

b) *Deuxième expérience.* — Huit femelles ont été opérées vers le 15 avril, c'est-à-dire peu de temps avant l'époque normale de la ponte ; trois femelles ont pondu peu de temps après l'opération (deux semaines au plus) ; leur ponte a été semblable à celle des femelles normales. Les cinq autres femelles ont vécu jusqu'en juillet et en août, et elles n'ont jamais pondu. Nous les avons alors disséquées ; leurs gonades étaient semblables à celles des femelles que nous avions disséquées au mois de mai.

Les trois femelles dont la ponte n'a pas été entravée avaient été opérées trop tard dans l'intermue et devaient être proches de l'époque de leur ponte normale ; l'ablation des pédoncules oculaires n'a pas eu le temps d'exercer une influence sur le développement des gonades.

Tableau XXV.

Date de l'opération	Ponte	Intervalle
14/4-17/4	29/4	12 jours
14/4-17/4	2/5	15 »
18/4-22/4	27/4	5 »

2) Période ovigère.

Ici encore, deux expériences ont été faites.

Certaines femelles ont été récoltées ovigères ; les autres ont été capturées avant la ponte et sont devenues ovigères en élevage. Toutes ont été opérées des pédoncules oculaires. Dans les deux séries d'expérience (totalisant une trentaine d'animaux), nous avons constaté une mue rapide ; les femelles muent dans un délai assez court après l'opération, abandonnant leurs œufs avec leur exuvie. Pendant la période

ovigère, nous avons obtenu des résultats différents suivant que l'opération a été effectuée en mai, c'est-à-dire au début de la période ovigère ou en juillet, fin de l'époque de ponte.

En mai, certaines femelles après avoir mué avec leurs œufs, ont pondu à nouveau (Tableau XXVI).

Tableau XXVI.

Opération	Mue avec les œufs	Nouvelle ponte	Mue
28/5-31/5	22/6	20/7	6/8
9/5-12/5	1/6	21/6	4/7
30/5- 1/6	19/6	30/6	14/7

Mais cette nouvelle ponte n'est pas normale ; les œufs sont très petits, de couleur rose saumon semblable à celle des ovaires des femelles qui ont été disséquées ; il semble que, chez ces animaux, la vitellogénèse ait été entravée. De plus, ces œufs ne sont pas restés fixés sur les pléopodes ; quelques uns sont restés agglutinés pendant quelques heures, mais ils n'ont pas adhéré aux pléopodes ; il ne semble pas que ceux-ci aient sécrété de ciment.

Au mois de juillet, au contraire, aucune femelle n'a jamais pondu.

3) Période postovigère.

Nous avons également pratiqué l'ablation des pédoncules oculaires à des femelles, soit en été aussitôt après la période normale de ponte, soit en automne, c'est-à-dire plusieurs mois après la fin de la ponte ; les expériences ont été chaque fois faites sur une vingtaine d'animaux. Chez les animaux de la première expérience, deux femelles ont pondu : les pontes ont été semblables à celles qui ont été obtenues en juin et juillet ; les autres femelles n'ont pas pondu : élevées jusqu'en décembre, elles présentaient alors des ovaires en développement, analogues à ceux que nous avons disséqués au printemps et en été.

Le Tableau XXVII résume les résultats obtenus.

Tableau XXVII.

Époque	Femelles normales		Femelles opérées	
	État des ovaires	Ponte	État des ovaires	Ponte
Mai	Ov. gonflés	Ponte	Ov. développés	—
Juillet	Ov. légèrement gonflés.	Ponte	Ov. développés	3 pontes anormales sur 20.
Sept.	—	—	Ov. développés	2 pontes anormales sur 20.
Décembre	—	—	Ov. développés	—

B. — PONTE CHEZ LES FEMELLES IMPUBÈRES.

Nous avons également opéré des femelles impubères. Rappelons que cette opération a déjà été pratiquée sur *Carcinus maenas* par VEILLET et DÉMEUSY (1952) ; ils ont trouvé que la ponte se déclenchait chez les femelles non pubères de cette espèce qui étaient opérées des pédoncules oculaires.

Les femelles impubères de *Pachygrapsus marmoratus* auxquelles nous avons pratiqué cette opération n'ont généralement pas pondu ; mais un ou deux mois après l'ablation des pédoncules oculaires, et quelle que soit la saison d'expérience, les femelles impubères présentent à la dissection des ovaires en maturation ; ces ovaires ont le même aspect que ceux des femelles pubères qui sont privées de leurs pédoncules oculaires ; nous avons même pu observer une ponte et celle-ci a été semblable à celles qui ont été obtenues dans le cas des femelles pubères.

Animaux pubères et impubères ont donc la même réaction : un développement des ovaires qui n'est généralement pas suivi par la ponte. La maturation des gonades n'apparaît cependant pas chez toutes les femelles impubères ; il faut qu'elles aient atteint un certain « seuil » ; en dessous de 7 mm, les femelles n'ont pas présenté un développement des ovaires. L'ablation des pédoncules oculaires ne provoque donc l'ovogénèse que si l'organisme est déjà arrivé à un certain stade de maturité.

Contrairement aux autres espèces qui ont été étudiées, l'ablation des pédoncules oculaires ne provoque pas de ponte prématurée ; la

ponte est inhibée toute l'année, même à l'époque où elle devrait se produire normalement. Nous ne pouvons cependant pas conclure que *Pachygrapsus marmoratus* fait exception à la loi générale ; les gonades sont en maturation aussi bien pendant la période où elles se développent habituellement que durant toute autre saison de l'année ; cependant, leur développement n'est pas normal ; il semble que l'ovogénèse se produise, mais que la vitellogénèse soit entravée.

En conclusion, le pédoncule oculaire produit une hormone inhibitrice de la ponte pendant toute la période de repos sexuel ; son ablation a pour conséquence la maturation des gonades suivie de ponte prématurée chez la plupart des espèces étudiées ; chez *Pachygrapsus marmoratus*, les gonades se développent, mais la ponte ne se produit pas, ou, lorsqu'elle a lieu, dans des cas très rares, elle est anormale. Nous allons voir que le rythme accéléré des mues paraît en être la cause.

II. — Antagonisme entre le cycle de la mue et le cycle de la ponte.

A. — INHIBITION DE LA MUE CHEZ LES FEMELLES OVIGÈRES.

1) Historique.

Il est connu depuis longtemps que les femelles œuvées s'interrompent de muer pendant tout l'intervalle de temps que dure l'incubation. Chez certaines espèces, les mues sont échelonnées entre les pontes successives ; chez d'autres, la mue ne se produit que lorsque la période de ponte est totalement terminée. De nombreux chercheurs ont essayé de déterminer quels facteurs provoquaient l'inhibition de la mue. Nous avons déjà signalé (p. 121) le travail de HESS (1941) sur *Crangon armillatus* et celui de VEILLET et M. REYNIER (1953) sur *Artemia salina*. Rappelons que Hess a obtenu des mues prématurées en enlevant les œufs des femelles ovigères ; il en a conclu que la présence des œufs sur les pléopodes était la cause de l'inhibition de la mue. A. VEILLET et M. REYNIER sont arrivés également à provoquer une mue prématurée : les femelles d'*Artemia salina* non fécondées, libèrent leurs œufs précocement et une mue succède à cette élimination ; ils se sont demandés si l'absence d'accouplement et l'éclosion anticipée jouaient un rôle dans l'exuvie précoc.

SCUDAMORE a également essayé de déterminer le rôle de la fixation des œufs dans le phénomène de l'inhibition de la mue ; il a expérimenté sur *Cambarus immunis* et a fait deux expériences :

au printemps, (saison à laquelle les mâles effectuent une mue), il enlève les œufs aux femelles ovigères et il obtient ainsi des mues.

la même expérience faite en hiver (saison à laquelle ni les mâles, ni les femelles ne muent) n'a pas provoqué une exuvie. Il a alors pratiqué l'ablation des pédoncules oculaires aux femelles ovigères et obtenu quelques mues.

Il a conclu de ses expériences que le fait d'enlever les œufs ne faisait pas muer les femelles ovigères en dehors de la saison où les animaux peuvent muer ; il a conclu également que l'ablation des pédoncules oculaires provoquait la mue des femelles ovigères.

Mais le pourcentage qu'il a obtenu a été faible : 3 femelles seulement sur 18 ont mué.

2) Cas de *Pachygrapsus marmoratus*.

Nous avons repris l'expérience de SCUDAMORE en l'effectuant sur *Pachygrapsus marmoratus*.

Le cycle biologique de cet animal est très différent de celui du *Cambarus immunis* ; il n'y a pas de saison spécifique de mue et la ponte se produit à une époque déterminée de l'année.

Nous avons vu (première partie, p. 119) que les femelles de *Pachygrapsus marmoratus* muent prématurément lorsque leurs œufs ne tiennent pas ; il semble donc également, chez cette espèce, que l'inhibition de la mue soit due à la présence des embryons sur les pléopodes.

Nous avons enlevé les pédoncules oculaires à des femelles et nous avons fait quatre expériences :

Dans la première et la deuxième catégories, les femelles étaient récoltées ovigères et nous ne savions donc pas depuis combien de temps les œufs étaient incubés ; certaines avaient gardé leurs œufs (première catégorie) ; aux autres, nous les avons enlevés (deuxième catégorie).

La troisième et la quatrième catégorie étaient constituées par des femelles qui avaient été récoltées avant d'être ovigères (nous avons vu qu'il était facile de reconnaître les femelles lorsqu'elles sont sur le point de pondre) et qui sont devenues ovigères en élevage. Nous savions donc le jour de la ponte ; à certaines, nous avons enlevé les œufs (troisième catégorie) et aux autres, nous les avons laissés (quatrième catégorie).

*Tableau XXVIII. — MUE DES FEMELLES OVIGÈRES
SANS PÉDONCULES OCULAIRES AYANT PONDU EN ÉLEVAGE.*

Date de ponte	Date d'opération		Date de mue	Intervalle entre opération et mue	Taille en mm
8/5	8/5	12/5	26/5	14	10,8
8/5	8/5	12/5	27/5	15	11,9
8/5	8/5	12/5	27/5	15	14,8
9/5	9/5	12/5	28/5	16	13,4
9/5	9/5	12/5	1/6	20	20,9
11/5	11/5	12/5	27/5	15	13,2
11/5	11/5	12/5	27/5	15	13,0
15/5	15/5	19/5	7/6	19	17,0
16/5	15/5	19/5	1/6	12	11,2
21/5	21/5	23/5	7/6	15	13,1
22/5	22/5	23/5	6/6	14	14,8
31/5	31/5	1/6	19/6	18	16,3
1/6	1/6	2/6	19/6	17	12,0

*Tableau XXIX. — MUE DES FEMELLES RÉCOLTÉES OVIGÈRES
ET OPÉRÉES DES PÉDONCULES OCULAIRES.*

Date d'opération		Mue	Intervalle entre opération et mue	Taille en mm
28/5	31/5	21/6	21	14,0
28/5	31/5	21/6	21	16,8
17/6	18/6	4/7	16	10,3
17/6	18/6	4/7	16	11,1
17/6	18/6	4/7	16	11,7
17/6	18/6	4/7	16	11,7
7/7	10/7	21/7	11	13,5
7/7	10/7	21/7	11	14,6

Résultats.

Les Tableaux XXVIII et XXIX nous montrent que l'ablation a toujours provoqué une mue précoce ; les femelles auxquelles nous avons laissé les œufs les ont abandonnés collés en masse sur les pléopodes de l'exuvie. Ils montrent également que le fait d'enlever les œufs n'a aucun effet sur la mue lorsque les pédoncules oculaires sont enlevés

Si nous considérons les animaux de la première et de la deuxième catégories, nous ne savions pas la date de leur ponte et il n'est guère probable qu'ils aient été ovigères le même jour ; or, ces femelles ont toutes mué en même temps. La régularité n'est pas aussi rigoureuse chez les animaux des catégories trois et quatre.

Lorsque la mue ne se produit plus, elle est bloquée au stade C, seul stade de « stabilité physiologique » DRACH (1944) ; c'est le cas des femelles qui incubent leurs œufs ; elles restent à ce stade pendant toute la durée de la ponte, ou pendant la plus grande partie de cette période. L'ablation des pédoncules oculaires provoque la rupture de cette période de stabilité et, étant opérées au même stade d'intermue, il est normal que les femelles muent le même jour ¹.

Nous avons vu (p. 119) que les femelles normales ne muaient pas toutes dans un délai fixe après la dernière éclosion ; la même régularité ne se produit pas ; la période de stabilité doit se terminer pendant la dernière incubation et commencer plus ou moins tôt pendant cette période.

Les femelles récoltées ovigères et qui ont été ensuite opérées ont à la même époque un cycle légèrement plus lent que celles dont les pédoncules oculaires ont été enlevés le même jour que la ponte ; cependant, nous n'avons que deux exemples, et c'est insuffisant pour pouvoir essayer d'en tirer une conclusion.

Conclusions.

Deux facteurs influencent la mue chez les femelles en période ovigère :

Le premier facteur doit être la présence des œufs sur les pléopodes ; cette inhibition doit être d'origine nerveuse.

Le deuxième facteur est une hormone inhibitrice sécrétée par le pédoncule oculaire.

Il est vraisemblable que les deux facteurs sont liés : la présence des embryons sur les pléopodes agirait par voies nerveuses sur les organes du pédoncule oculaire qui sécrèterait alors l'hormone inhibitrice. Lorsqu'un des deux facteurs nécessaires disparaît (ablation des œufs sur les

1. Bien entendu, la température de l'époque où s'est produite l'opération, ainsi que la taille de l'animal opéré jouent leurs rôles ; les durées d'intermue sont d'autant plus importantes que la femelle est plus grosse et que l'opération a été faite tôt dans la saison de la ponte.

pléopodes ou ablation des pédoncules oculaires) l'inhibition de la mue est levée.

B. — INHIBITION DE LA PONTE

CHEZ LES FEMELLES PRIVÉES DE LEURS PÉDONCULES OCULAIRES.

Nous venons de voir que la ponte et l'incubation des œufs inhibaient la mue des femelles ovigères ; mais le problème peut se poser de la façon inverse : la mue peut-elle inhiber le cycle de la ponte ?

Chez les femelles normales, un fait est en faveur de cette hypothèse ; lorsque les femelles ne muent pas entre leurs pontes, la seconde suit rapidement l'éclosion de la première. Lorsqu'au contraire, il se produit une mue entre deux pontes, la deuxième s'effectue plus tardivement ; le fait de muer pour la femelle entrave la préparation de la ponte ; tout se passe comme si l'animal ne pouvait faire face à la fois aux exigences des deux phénomènes biologiques.

L'arrêt de la ponte chez les femelles privées de leurs pédoncules oculaires peut, également, être expliqué par cet argument : les mues s'effectuent à un rythme accéléré chez les femelles ovigères, mais, par contre, la ponte est entravée quoique les gonades se développent partiellement. La ponte est bien déclenchée par l'ablation des pédoncules, mais son évolution semble être peu entravée par le cycle de la mue.

Cet antagonisme entre la mue et la ponte n'est pas spécifique au Crabe *Pachygrapsus marmoratus* ; DÉMEUSY et LENEL (1954) ont trouvé un antagonisme analogue chez les femelles de *Carcinus maenas* opérées des pédoncules oculaires. Dans la nature, *Carcinus maenas* ne pond qu'une seule fois par an et chaque ponte est séparée par au moins une mue. Lorsque ces animaux sont privés de leurs pédoncules oculaires, les pontes se succèdent et il n'y a pas de mue intermédiaire : il y a donc bien antagonisme entre les deux cycles. DÉMEUSY, en 1955, travaillant sur *Carcinus maenas*, a observé chez ces animaux une alternative. La plupart des femelles ont des pontes prématurées et, dans ce cas, elles n'effectuent pas de mue ; au contraire, quelques femelles ne pondent pas et muent. Il semble donc que, chez cette espèce, il y ait possibilité d'un choix : ou les femelles muent et elles ne pondent pas, ou bien elles pondent et ne muent pas. DÉMEUSY émet l'hypothèse d'une possibilité d'aiguillage suivant que l'opération a lieu à un stade ou à un autre du cycle d'intermue.

On peut supposer l'existence de deux hormones pédonculaires ;

l'une, inhibitrice de la mue, serait produite en très forte quantité au moment de la ponte (inhibition totale de la mue à cette époque) ; l'autre, inhibitrice de la ponte, serait sécrétée durant toute l'époque où la ponte ne se produit pas. Cette dernière a été décelée par CARLISLE en 1953 sur *Lysmata seticaudata* ; elle est produite par la partie ganglionnaire de l'organe X et elle est transmise à la glande du sinus de la même façon que l'hormone inhibitrice de la mue. CARLISLE pense cependant que les deux hormones sont distinctes ; en effet, chez *Lysmata seticaudata*, le développement de l'ovaire se produit au moment où la mue est inhibée (janvier) ; étant donné ce fait, il semble à CARLISLE que la même hormone ne peut régir la mue et la ponte. Ce n'est pas ce qu'avait pensé PANOUSE. Ce dernier auteur avait conclu de ses observations sur *Leander serratus* que la croissance des ovaires n'était qu'un aspect d'une croissance générale plus forte et d'une accélération du cycle d'intermue.

Quelle que soit l'hypothèse soutenue, nous pensons que les phénomènes causés par l'ablation des pédoncules oculaires suivent le processus suivant :

L'hormone, ou les hormones, du pédoncule oculaire seraient un facteur d'équilibre entre les différents cycles biologiques ; lorsque le pédoncule est enlevé, l'équilibre est rompu et le métabolisme augmente de façon désordonnée ; les différents cycles biologiques se déclenchent ensemble : mues plus fréquentes et croissance augmentée d'une part, développement des ovaires d'autre part. Mais l'organisme ne pouvant faire face aux exigences des différents processus, l'un des deux prédomine. Suivant les espèces (*Pachygrapsus marmoratus*) et, à l'intérieur d'une même espèce (*Carcinus maenas*), la mue ou la ponte se produit.

Il n'est pas impossible que cet antagonisme qui existe entre la mue et la ponte n'explique les résultats contradictoires qui ont été trouvés tant sur *Leander serratus* que sur *Carcinus maenas*. CARLISLE a expliqué cette diversité en faisant intervenir la saison de mue de l'animal (voir p. 211), l'hormone inhibitrice étant seulement sécrétée à la période où les animaux ne muent pas ; nous avons vu l'inexactitude de cette hypothèse dans le cas de *Pachygrapsus marmoratus*. L'arrêt de la mue, signalé par divers auteurs, chez les animaux sans pédoncules oculaires, pourrait être dû à un développement d'un autre cycle, soit celui de la ponte (c'est le cas de *Carcinus maenas*), soit d'un autre phénomène.

En conclusion, il y aurait bien une hormone inhibitrice de la mue produite par le pédoncule oculaire ; elle serait sécrétée en particulier

pendant la ponte. Lorsque le pédoncule oculaire est enlevé, l'inhibition de la mue est levée et les ovaires peuvent se développer, quelle que soit l'époque ; mais la prédominance est donnée à l'un des deux facteurs, l'animal ne pouvant pas faire face au développement simultané de ces deux cycles biologiques.

CHAPITRE X.

INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES DE *PACHYGRAPSUS MARMORATUS*

I. — Influence sur les femelles.

L'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes des femelles de Crustacés fut découverte récemment ; elle fut d'abord observée chez les femelles impubères (VEILLET, CORNUBERT, DÉMEUSY 1952), puis chez les femelles pubères (VERNET-CORNUBERT et DÉMEUSY 1955). Elle fut étudiée chez deux espèces de Brachyours, *Carcinus maenas* et *Pachygrapsus marmoratus*. Nous avons vu (première partie, p. 145) que l'évolution des caractères sexuels externes était très différente chez ces deux espèces ; or, l'ablation des pédoncules oculaires y provoque à peu près les mêmes phénomènes : retard ou arrêt de la féminisation chez les femelles impubères, régression des mêmes phénomènes chez les femelles pubères. Nous allons étudier ces phénomènes chez *Pachygrapsus marmoratus*.

A. — INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR L'ÉVOLUTION DES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES DES FEMELLES NON PUBÈRES.

De nouvelles expériences ont été faites et ont apporté quelques détails complémentaires à ceux qui avaient été obtenus en 1952. Nous avons entre autres recueilli de nouvelles observations en expérimentant sur des femelles à des stades encore juvéniles, travail que nous n'avions pas pu réaliser lors de la parution de la note préliminaire que nous avons signalée ci-dessus.

En outre, nous avons repris notre travail sur les femelles impubères opérées des pédoncules oculaires en tenant compte de la biologie des femelles impubères non opérées, biologie que nous ne connaissons qu'imparfaitement en 1952 (nous avons vu la diversité des cas d'évolution de la féminisation dans notre étude relatée dans la première partie).

1) *Cas des femelles juvéniles.*

Nous avons essayé de suivre l'évolution des caractères sexuels externes chez de très petites femelles (en dessous de 6 mm) que nous avons opérées des pédoncules oculaires. Malheureusement, les animaux opérés à cette taille survivent difficilement ; néanmoins, nous avons pu en élever quelques-uns.

Dans certains cas, la féminisation a été légèrement ralentie ; dans d'autres cas, elle est restée semblable à celle des femelles non opérées ; la saison à laquelle a lieu l'expérience n'intervient pas.

La différenciation des caractères reste normale : pléopodes et abdomen se transforment progressivement (fig. 34).

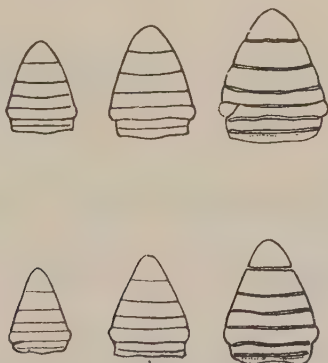


FIG. 34. — Féminisation comparée entre les femelles juvéniles opérées (trois mues successives) et non opérées.

En haut : femelles non opérées ($\times 2$). — En bas : femelles opérées ($\times 2$).

2) *Cas des femelles aux stades impubères¹.*

Ces femelles que nous avons observées provenaient soit de femelles qui avaient été opérées à un stade plus avancé que dans le cas précédent,

1. Nous avons mis approximativement dans cette catégorie les femelles dont l'abdomen n'était pas encore décroché et qui avaient un rapport de féminisation inférieur à 1,7.

soit de femelles opérées à un stade juvénile et qui, ayant survécu à un certain nombre de mues, avaient atteint lentement leur stade impubère (leur évolution ayant été la même, nous ne les séparerons pas).

Nous avons pu constater que l'évolution de la féminisation était différente suivant la saison à laquelle l'opération est effectuée :

Au printemps, l'évolution de la féminisation est plus lente que pour les femelles juvéniles ; elle persiste néanmoins (fig. 35).

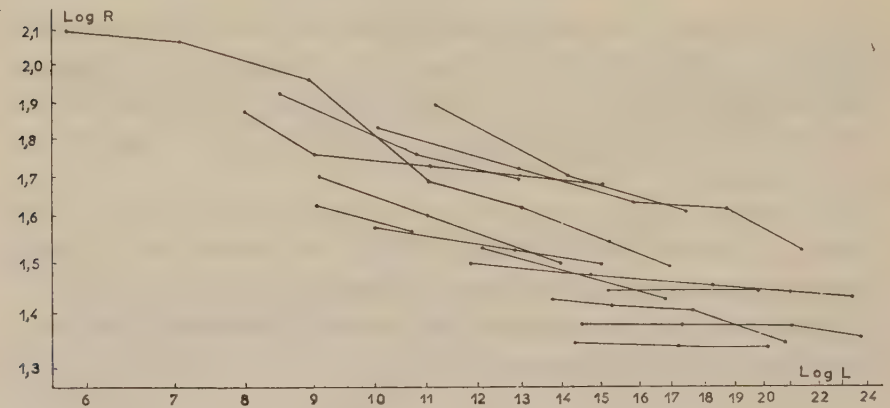


FIG. 35. — Évolution du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax chez les femelles impubères et prépubères, opérées des pédoncules oculaires, au printemps et à l'automne (féminisation légèrement ralentie).

En été, la féminisation est généralement arrêtée ; dans le cas où elle subsiste, elle est extrêmement ralentie, à peine discernable d'une mue à l'autre (fig. 36).

A l'automne, la féminisation est semblable à celle du printemps (fig. 35).

L'évolution des caractères sexuels externes se fait donc lentement, mais, comme dans le cas des femelles juvéniles, elle se fait normalement ; l'abdomen s'élargit progressivement et se décroche, les pléopodes évoluent vers la forme prépubère (fig. 37).

3) Cas des femelles prépubères.

Lorsque les femelles arrivent au stade correspondant à celui des femelles prépubères normales et que nous les opérons à ce stade, il y a arrêt de la féminisation, quelle que soit la saison de l'opération.

Il nous faut rappeler que les femelles normales n'effectuent leur mue

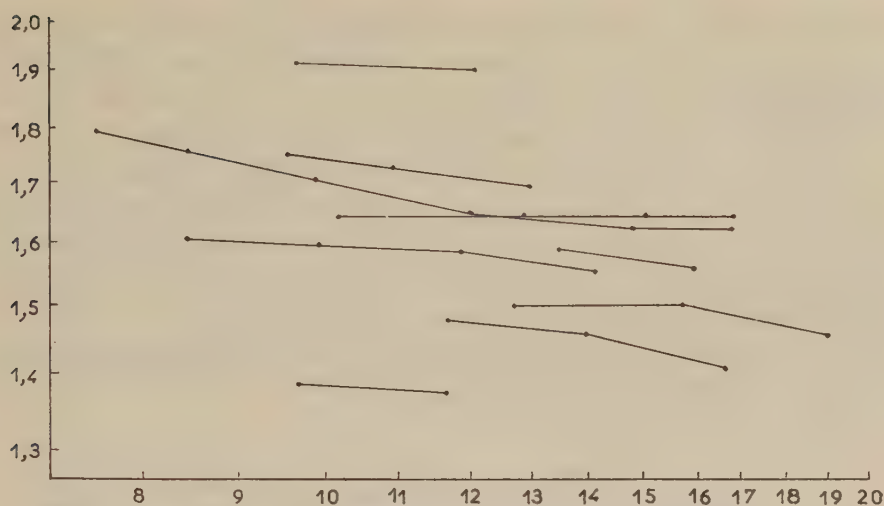


FIG. 36. — Évolution du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax chez les femelles impubères et prépubères, opérées des pédoncules oculaires en été (féminisation très ralentie).

de puberté qu'au printemps ; elles peuvent rester au stade prépubère pendant un temps assez long si elles atteignent ce stade longtemps avant leur mue de puberté ; leur féminisation n'évolue plus. En conséquence, nous nous sommes demandée si les femelles opérées qui sont arrivées à un stade prépubère bien avant l'hiver et qui continuent à muer sans que leur féminisation évolue, feraient leur mue de puberté au printemps à une taille géante.

Malheureusement, nous n'avons pu faire survivre ces femelles jusqu'au printemps suivant ; aussi avons-nous été obligée de tenter une

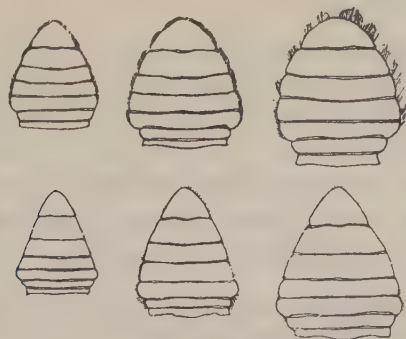


FIG. 37. — Féminisation comparée entre les femelles impubères opérées et les femelles impubères non opérées (trois mues successives).

En haut : femelles non opérées ($\times 2$). — En bas : femelles opérées ($\times 2$).

autre expérience ; nous avons opéré des femelles en février, c'est-à-dire un peu avant l'époque où se produit habituellement la mue de puberté. Ces femelles ont vécu quelques mois et ont mué plusieurs fois (le rythme des mues n'est cependant pas très fort en cette saison).

Aucune n'a jamais effectué sa mue de puberté ; les femelles dont l'abdomen n'était pas encore décroché ont subi une légère féminisation pour aboutir au stade prépubère ; les femelles qui étaient à ce stade n'ont pas évolué ; la cavité du plastron subsiste, les boutons thoraciques sont visibles, l'abdomen reste légèrement ogival (fig. 38).

L'ablation des pédoncules oculaires est donc bien responsable de l'arrêt de la féminisation au stade prépubère.

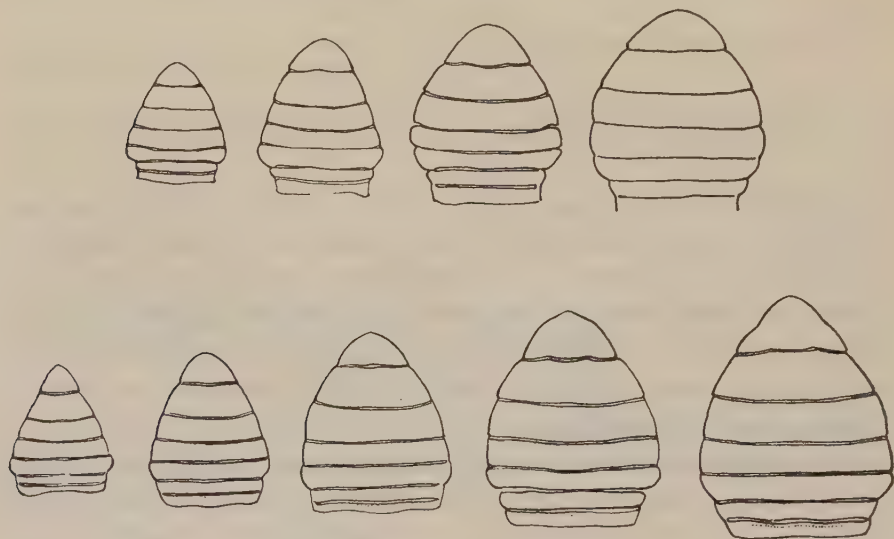


FIG. 38. — Féminisation comparée entre les femelles prépubères opérées et les femelles prépubères non opérées.

Femelles non opérées (quatre mues successives). — Femelles opérées (cinq mues successives).

B. — INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LES CARACTÈRES SEXUELS PÉRIODIQUES DES FEMELLES PUBÈRES.

Nous avons vu que certains caractères sexuels externes des femelles pubères étaient soumis à des variations cycliques ; ils apparaissent à la mue préovigère (l'abdomen s'élargit, les soies s'épaississent et s'allongent) ; ces caractères régressent à la mue postovigère ; ils subsistent

donc pendant une période de quatre à cinq mois, les femelles ne muent pas pendant ce laps de temps.

En pratiquant l'ablation des pédoncules oculaires à des femelles pubères, nous nous sommes rendu compte que les femelles ne gardaient pas leurs caractères sexuels périodiques ; ovigères, ou sur le point de pondre lorsqu'elles sont opérées, elles muent avec leurs œufs peu de temps après, comme nous l'avons déjà signalé. A cette mue, les caractères sexuels périodiques disparaissent ; ils ne réapparaîtront pas aux mues suivantes ; au contraire, la largeur des segments de l'abdomen régresse encore légèrement ; la régression est plus forte chez les animaux opérés que chez les femelles normales en période de repos sexuel ; il semble

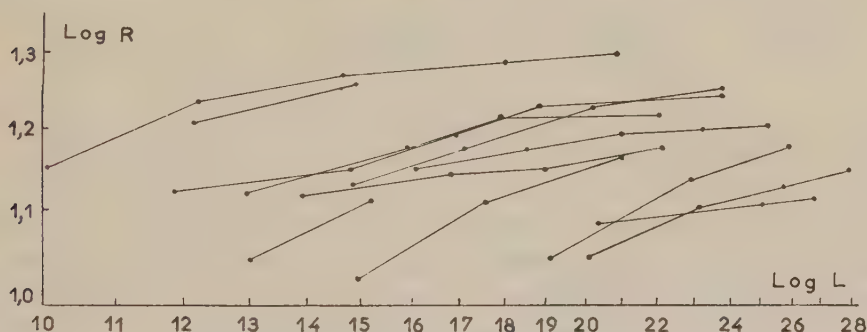


FIG. 39. — Augmentation du rapport R chez les femelles pubères en période ovigère, qui sont opérées des pédoncules oculaires.

que la femelle sans pédoncules oculaires tende à retourner vers une forme impubère. Cependant, elle ne peut être confondue avec une femelle prépúbère normale, car son abdomen reste légèrement convexe (fig. 39, 40, 41).

Nous nous sommes demandée si cette disparition des caractères périodiques était due à une influence directe des pédoncules sur ces caractères, ou au fait que les animaux muent prématurément et abandonnent ainsi des caractères qui ne subsisteraient chez les femelles normales que parce que l'absence de mues les empêche de modifier leur aspect extérieur. En effet, certaines femelles non opérées muent prématurément lorsque leurs œufs ne tiennent pas à leurs pléopodes ; leurs caractères sexuels périodiques régressent alors en partie ou en totalité dès le mois de juin. Cela pourrait expliquer la disparition de ces caractères chez les femelles sans pédoncules oculaires ; les caractères

périodiques apparaîtraient à une époque déterminée au moment où se produit la mue préovigère et subsisteraient jusqu'à la prochaine mue ; celle-ci se situe habituellement après la période de ponte, c'est-à-dire en août. Mais, soit par disparition des œufs, soit par ablation des pédoncules oculaires, elle peut se produire prématurément et les caractères périodiques sont alors susceptibles de disparaître.

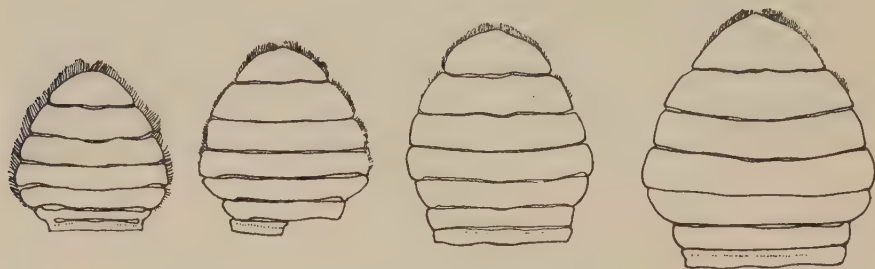


FIG. 40. — Évolution de l'abdomen chez une femelle pubère en période ovigère, opérée des pédoncules oculaires, (quatre mues successives) ($\times 2$).

Dans cette hypothèse, l'ablation des pédoncules oculaires n'aurait pas d'influence sur les caractères périodiques, mais provoquerait uniquement une mue inhabituelle.

Afin de savoir si l'ablation des pédoncules oculaires a une influence directe sur les caractères périodiques, nous avons effectué une autre expérience au mois de février, c'est-à-dire avant la mue préovigère où ces caractères apparaissent.



FIG. 41. — Évolution du pléopode III chez une femelle pubère en période ovigère, opérée des pédoncules oculaires. (Ces trois pléopodes correspondent aux trois premiers abdomens de la fig. 40) ($\times 4$).

Nous avons enlevé les pédoncules oculaires à une vingtaine de femelles ; elles ont mué dans un laps de temps plus ou moins important.

Lorsqu'elles ont mué peu de temps après l'opération (moins de 10 jours d'intervalle environ), les caractères sexuels périodiques apparaissent à la mue suivante ; l'ablation des pédoncules oculaires n'a pas eu, sans doute, le temps d'exercer une action quelconque sur l'organisme, car elle a été effectuée trop tard dans l'intermue.

Lorsqu'elles muent quelque temps après l'opération (au-dessus de 10 à 15 jours d'intervalle), les caractères sexuels périodiques n'apparaissent pas.

Les pédoncules oculaires sont donc bien responsables de la régression des caractères sexuels périodiques constatée lors de la première expérience.

C. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

SUR L'INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LES CARACTÈRES SEXUELS DES FEMELLES.

L'ablation des pédoncules oculaires semble n'avoir qu'une influence relative sur les caractères permanents. En effet, chez les femelles juvéniles et impubères, le rôle des pédoncules oculaires dans la détermination des caractères sexuels externes semble assez secondaire, puisque l'ablation de ces organes n'entrave pas la formation des caractères sexuels mais ne fait que ralentir leur évolution.

Il est possible que la sécrétion des organes du pédoncule oculaire soit peu importante chez les jeunes Crabes. Rappelons en effet que le raccourcissement de l'intermue est beaucoup plus faible chez les petits Crabes privés de leurs pédoncules oculaires que chez les Crabes adultes privés des mêmes organes, rappelons également que cette ablation ne provoque pas la maturation des ovaires lorsque la femelle est très jeune ; de même, l'ablation des pédoncules oculaires n'entrave pas la formation des caractères sexuels. Il semble donc que le pédoncule oculaire ait un rôle de plus en plus important au fur et à mesure que l'animal se rapproche de l'état pubère.

On peut se demander d'ailleurs si le ralentissement dans la féminisation est dû à ce que l'intermue étant plus courte, la modification des caractères sexuels est moins visible à chaque mue ; le fait que le ralentissement de la féminisation est d'autant plus fort que la température est plus élevée (donc que l'intermue est plus courte) inclinerait en faveur de cette hypothèse. Mais il ne faut pas oublier qu'à la taille des femelles impubères, le raccourcissement des intermues est moins important que

lorsqu'il s'agit d'animaux de grande taille (Tableau XX, p. 216). Or, la plupart du temps, la féminisation des caractères sexuels externes produite pendant le laps de temps qui s'écoule entre deux intermues d'une femelle opérée, n'est pas égale à la féminisation d'une intermue d'une femelle normale (cela peut arriver néanmoins). Le raccourcissement de l'intermue intervient certainement mais il n'est sans doute pas le seul facteur déterminant.

Examinons maintenant l'action des pédoncules oculaires sur la puberté et les caractères sexuels périodiques.

Le cas des femelles pubères et celui des femelles prépubères semblent se confondre. En effet nous avons vu (p. 159) que la mue de puberté n'était en réalité que la première manifestation, plus ou moins brutale suivant les cas, des caractères sexuels périodiques ; la dernière phase des caractères permanents se produit à la même mue que la première apparition des caractères sexuels périodiques.

Nous retrouvons ici la même liaison ; les caractères sexuels périodiques régressent chez les femelles pubères opérées ; le stade ultime des caractères permanents, ainsi que les caractères sexuels périodiques, n'apparaissent pas chez les femelles prépubères privées de leurs pédoncules oculaires.

Rappelons que, en étudiant le parallélisme du développement des caractères sexuels périodiques et de la maturation des gonades nous avons émis plusieurs hypothèses :

Les caractères sexuels périodiques sont sous l'influence des gonades, liés soit au développement de l'ovogénèse, soit à celui de la vitellogénèse.

Le développement des gonades et celui des caractères périodiques se produisent sous l'influence d'un même facteur régissant les deux phénomènes.

Caractères sexuels périodiques et développement des gonades se produisent de façon concomitante, mais sans qu'il existe une liaison quelconque entre eux.

Envisageons toutes ces hypothèses en tenant compte des résultats fournis par les expériences d'ablation de pédoncules oculaires.

Lorsque les pédoncules oculaires sont enlevés, l'ovogénèse se produit aussi bien chez les femelles pubères que chez les femelles impubères et cela quelle que soit la saison. Or les caractères périodiques ne se développent pas, ou régressent lorsqu'ils existent ; l'ablation des pédoncules oculaires dissocie donc les deux phénomènes et les caractères sexuels périodiques ne peuvent dépendre de l'ovogénèse.

Ils pourraient être sous la dépendance de la vitellogénèse : en effet

le développement de celle-ci étant entravé lorsque les pédoncules oculaires sont enlevés, les caractères sexuels périodiques n'apparaîtraient pas. Mais il ne faut pas oublier :

1° Que nous avons expliqué l'absence de développement de la vitellogénèse comme étant une conséquence de l'accélération du rythme des mues ; il ne semble pas y avoir une influence directe des organes du pédoncule oculaire sur la vitellogénèse.

2° Que nous avons comparé nos résultats à ceux qui ont été obtenus par N. DÉMEUSY sur *Carcinus maenas*. Chez cette dernière espèce la vitellogénèse se produit normalement tandis que les caractères sexuels correspondant aux caractères sexuels qui sont périodiques chez *Pachygrapsus marmoratus* régressent ; il est possible que le déterminisme des caractères sexuels de *Carcinus maenas* soit différent de celui des caractères sexuels de *Pachygrapsus marmoratus*, mais jusqu'à nouvel ordre nous ne pouvons décider s'il faut dissocier les réactions des deux espèces.

Il est également difficile d'admettre que le développement des caractères sexuels périodiques et celui des gonades puissent dépendre d'un même facteur puisque l'ablation des pédoncules oculaires les dissocie.

Si le pédoncule oculaire a une influence directe sur ces caractères sexuels, il faut penser qu'il sécrète deux hormones ; l'une inhibitrice de la ponte (soit que celle-ci soit spécifique, soit qu'elle s'identifie à l'hormone de la mue), ne serait plus produite au moment de la ponte qui pourrait ainsi s'effectuer ; l'autre hormone serait sécrétée au moment où la première s'arrête et serait responsable de l'apparition des caractères sexuels périodiques ; l'ablation des pédoncules oculaires aurait donc pour effet de suspendre la sécrétion de la deuxième hormone, et les caractères sexuels périodiques n'apparaîtraient pas. Il y aurait deux hormones différentes ; le développement des caractères sexuels périodiques et la maturation des gonades ne se déclencheraient pas sous l'influence d'un même facteur et seraient indépendants ; mais les deux phénomènes se produiraient de façon concomitante.

Mais le pédoncule oculaire a-t-il une influence directe sur les caractères sexuels ? — On peut supposer que les glandes du pédoncule oculaire agissent sur les caractères sexuels par l'intermédiaire d'une autre glande, action analogue à celle de l'hypophyse chez les Vertébrés.

Il ne faut pas oublier également que les organes du pédoncule oculaire maintiennent un équilibre dans l'organisme en réglant le métabolisme. Leur ablation provoque une suite de réactions en chaîne qui

conduit à un désordre physiologique, lequel pourrait se manifester par la dissociation de certains cycles habituellement liés. Il paraît possible que certaines réactions physico-chimiques généralement réglées par les pédoncules oculaires soient nécessaires aux processus cellulaires responsables de la différenciation sexuelle. L'absence des organes du pédoncule oculaire entraînerait la disparition d'une suite de réactions cellulaires qui seraient d'autant plus utiles à l'évolution des caractères sexuels que la femelle est plus près de la puberté et qui seraient indispensables à la formation ou à la persistance des caractères périodiques.

Il semble donc difficile de conclure définitivement. Certes, il existe une étroite relation entre le cycle des gonades et celui des caractères sexuels périodiques. Mais la dissociation apportée par l'ablation des pédoncules oculaires prouve que les deux phénomènes ne sont pas aussi intimement liés qu'on aurait pu le penser, ou du moins que les gonades ne sont pas seules à intervenir dans le processus cyclique des caractères sexuels périodiques.

II. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels des animaux parasités.

Le mécanisme intime de la féminisation des caractères sexuels externes des mâles parasités n'a pas été élucidé jusqu'à présent ; tout autant qu'a subsisté l'idée de « castration parasitaire », l'explication de ce phénomène a été simple : la castration due au parasite entraînait la disparition des caractères externes mâles et le retour à une forme neutre. Depuis que cette théorie a été écartée, de nombreuses hypothèses ont été émises :

G. SMITH (1906) avait pensé que la féminisation des caractères sexuels des mâles parasités était due à une modification du métabolisme des lipides ; la teneur en substances lipidiques augmente en effet chez les animaux parasités ainsi que chez les femelles qui vont pondre. Suivant son hypothèse, la surproduction des lipides entraînerait la formation d'une hormone féminisante qui serait donc un intermédiaire dans le métabolisme des corps gras. Cette hypothèse a été contestée par les travaux de REINHARD et VON BRAND (1944 et 1947) sur les Pagures et réfutée par FRENTZ et VEILLET (1953) travaillant sur *Carcinus maenas*. En effet, ces derniers auteurs ont bien trouvé une augmentation de la teneur en lipides chez les femelles qui préparent leur vitellogénèse et

chez les mâles à Sacculine externe mais, cette surproduction des corps gras ne se produit pas chez les mâles à Sacculine interne. Or, la féminisation des caractères sexuels externes a lieu à ce stade ; l'augmentation des lipides ne peut donc avoir d'influence sur le processus de la féminisation des mâles.

GOLDSCHMIDT (1911) avait supposé l'existence d'une substance féminisante sécrétée par le parasite et agissant sur les caractères sexuels. VEILLET (1945) a conclu que la théorie de SMITH, sur l'existence de deux métabolismes mâle et femelle, était juste, mais que la différence entre ces deux métabolismes n'était pas liée à la production des graisses ; il pense que le métabolisme de chaque sexe est réglé habituellement par la composition chromosomique des cellules mais que, dans le cas de parasitisme, le milieu intérieur modifié par le parasite a la même influence sur l'hôte qu'un changement de composition chromosomique.

MATSUMOTO (1952), travaillant sur *Charybdis japonica* parasité par *Heterosaccus papillosus*, a pensé à un rôle possible des ganglions thoraciques dans la féminisation des mâles parasités ; en effet, les ganglions thoraciques étant envahis par les racines de Sacculine, leur action serait modifiée. Plus l'animal est féminisé plus on trouve de racines dans le ganglion thoracique, et il établit une relation entre ces deux faits. Mais, à notre avis, la relation qu'il constate est due à ce que, chez l'animal qui est parasité très jeune, la féminisation est très accentuée et les racines extrêmement développées. Il s'agit de deux conséquences d'un parasitisme ancien et il ne semble pas qu'il y ait là un phénomène de cause à effet.

Étant donné que la féminisation des caractères sexuels des femelles est en relation avec la présence des pédoncules oculaires, nous nous sommes demandée si ces organes avaient également un rôle dans le mécanisme intime de la modification des caractères sexuels mâles. Nous avons vu (p. 227) que, contrairement aux ganglions thoraciques de *Charybdis japonica* qui sont envahis par les racines du parasite, les pédoncules oculaires contiennent rarement des racines de Sacculine.

A. — INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LA FÉMINISATION DE L'ABDOMEN DES MÂLES.

Nous avons pratiqué l'ablation des pédoncules oculaires à des mâles à Sacculine interne ; nous n'avons pu les élever très jeunes, étant donné

la mortalité dont nous avons déjà parlé ; mais nous les avons pris de taille relativement petite et de féminisation peu avancée afin de pouvoir étudier l'évolution des modifications. Leurs mues ont été recueillies et nous avons observé l'évolution de la féminisation.

Le rythme des mues a été aussi important que chez les animaux normaux et fonction également de la température et de la taille de l'animal.

Résultats.

Le pourcentage d'animaux qui fournissent des résultats est limité par rapport à ceux qui ont été mis en élevage ; en effet, la première mue ne fournit généralement aucun résultat, car elle suit trop rapidement l'ablation des pédoncules oculaires. Il faut donc conserver les animaux pendant plusieurs intermues. Mais la Sacculine devient externe chez un certain nombre de ceux qui survivent et, en conséquence, ils ne muent plus.

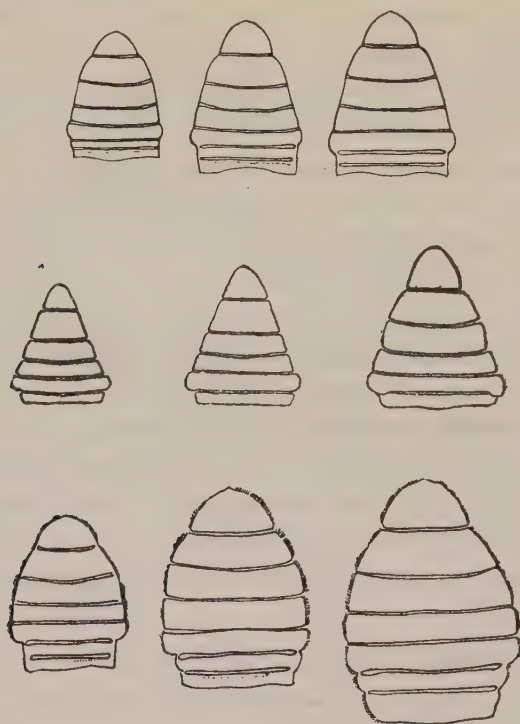


FIG. 42. — Trois types d'évolution de l'abdomen chez des mâles parasités opérés des pédoncules oculaires montrant le ralentissement de la féminisation (à comparer avec l'évolution de l'abdomen des mâles parasités non opérés fig. 25) ($\times 2$).

Au printemps et en automne, la féminisation de l'abdomen est ralentie, mais elle n'est pas arrêtée ; en été, au contraire, on ne constate souvent aucune modification d'une mue à l'autre chez un même animal ; parfois, la féminisation continue, mais elle est extrêmement ralentie (fig. 42, 43, 44).

Rappelons que le cas se présente d'une façon analogue chez les femelles impubères privées de leurs pédoncules oculaires ; le ralentissement de la féminisation est d'autant plus important que la température est plus élevée et, en conséquence, que l'intermue est plus courte. Dans les deux cas, mâles féminisés et femelles impubères, le rythme des mues intervient pour atténuer la féminisation ; les intermues se suivant rapidement, la féminisation doit être moins forte dans une intermue d'animal opéré que dans celle d'un animal normal. Mais cela ne suffit pas à expliquer le ralentissement et surtout l'arrêt quasi total en été de la féminisation. En effet (nous l'avons déjà expliqué dans une note préliminaire)

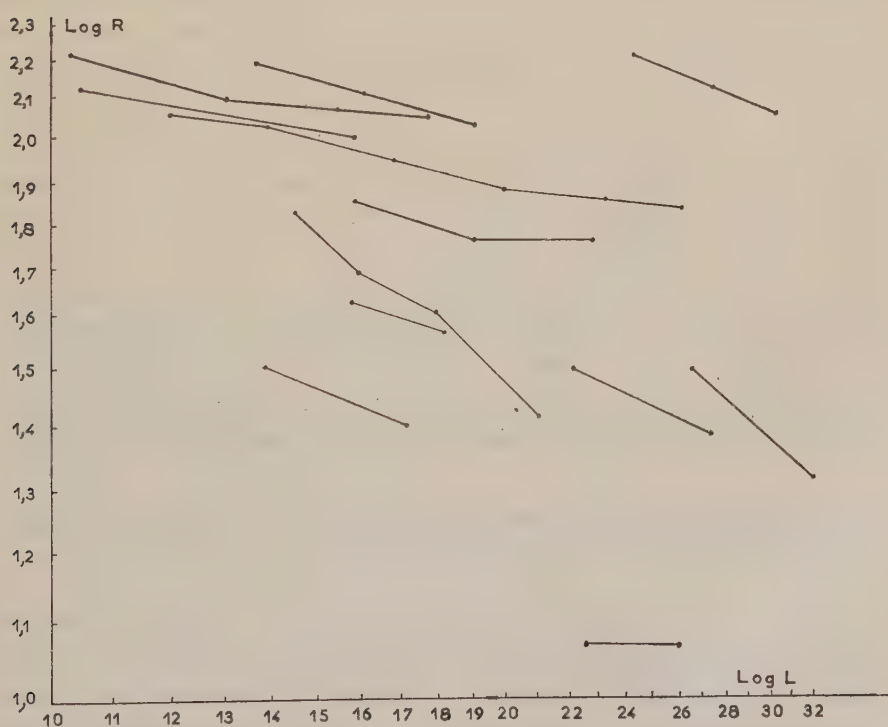


FIG. 43. — Évolution du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax chez les mâles à sacculine interne, opérés des pédoncules oculaires au printemps et à l'automne (féminisation légèrement ralentie).

si l'on considère l'évolution de la féminisation non pas en fonction du nombre de mues, mais en fonction du temps, les modifications de l'abdomen sont moins fortes chez les opérés que chez les normaux. Ce caractère est d'autant plus visible qu'à la taille où nous avons élevé les animaux à Sacculine interne, la féminisation est très rapide d'une mue à l'autre chez les animaux non opérés (fig. 28).

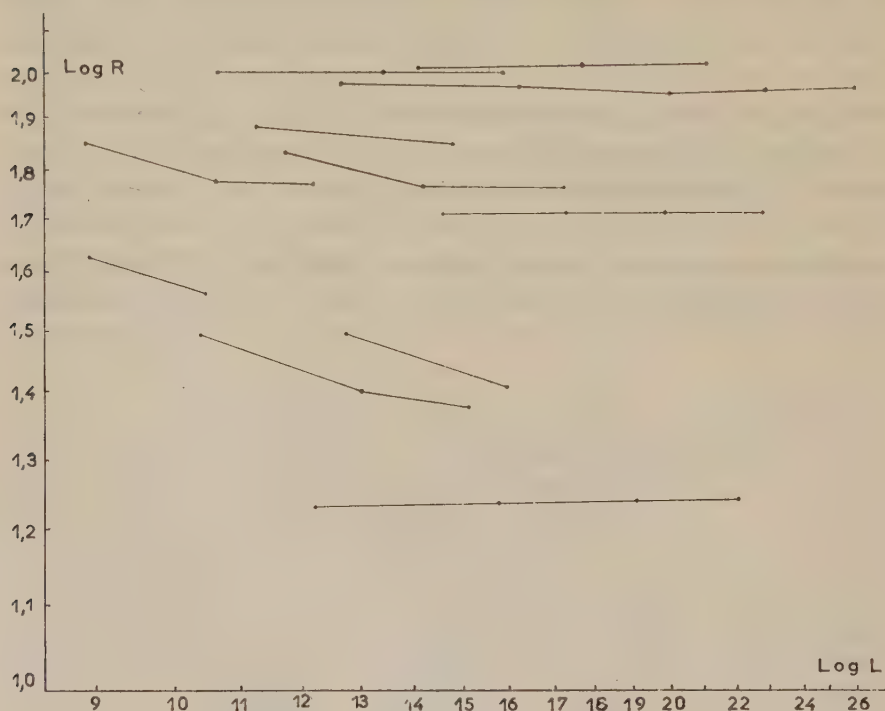


FIG. 44. — Évolution du rapport R en fonction de la longueur L du céphalothorax chez les mâles à sacculine interne, opérés des pédoncules oculaires en été (féminisation très ralentie).

B. — INFLUENCE SUR LES SOIES DE LA BORDURE DE L'ABDOMEN ET DES PLÉOPODES DES MÂLES FÉMINISÉS.

Nous n'avons pas pu observer l'évolution des soies de la bordure de l'abdomen et des pléopodes chez les animaux de l'expérience précédente ; afin de pouvoir observer l'évolution de la féminisation de l'abdomen, ils avaient été, en effet, choisis à dessein peu féminisés ; de plus, ils avaient été opérés alors qu'ils avaient atteint une certaine taille ; s'ils avaient gardé leurs pédoncules oculaires, ils n'auraient pas acquis

d'avantage les caractères hyperféminisés. Nous avons vu en effet, que seuls les animaux parasités très jeunes, et qui sont déjà très modifiés à la taille où les animaux de la précédente expérience ont été capturés, peuvent atteindre un stade ultime d'hyperféminisation.

Il ne nous a pas été possible non plus d'expérimenter sur des animaux déjà très féminisés, mais dont la bordure de soies de l'abdomen et des pléopodes n'était pas encore apparue. En effet, si les caractères sexuels des mâles parasités apparaissent bien dans un ordre déterminé (deuxième partie, p. 192), on ne peut cependant jamais être certain que ces animaux atteindront le dernier stade de l'hyperféminisation. L'absence de développement de ces caractères chez des animaux privés de leurs pédoncules oculaires ne pourrait donc donner lieu à aucune conclusion.

Nous avons choisi, en conséquence, pour observer l'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les soies de la bordure de l'abdomen et des pléopodes, des animaux qui avaient déjà acquis ces caractères afin de pouvoir observer si cette opération provoquait leur régression comme dans le cas des femelles en période ovigère (p. 000). Ces animaux ont été choisis avec une Sacculine au stade interne afin qu'ils puissent muer ; les exuvies ont été recueillies et observées.

Les soies de la bordure de l'abdomen et des pléopodes n'ont pas régressé à la mue qui a suivi l'ablation. Malheureusement, à deux exceptions près, les animaux n'ont mué qu'une seule fois, la Sacculine étant sortie après la première mue. Lorsque les animaux muent peu de temps après l'ablation, on peut supposer que l'opération s'est située trop tardivement dans l'intermue pour exercer une influence. Mais certains animaux ont mué plusieurs semaines après l'ablation ; de plus, deux d'entre eux ont mué deux fois avant que leur parasite ne devienne externe : chez aucun de ces animaux, nous n'avons constaté une régression des soies (Fig. 45).

Les résultats que nous avons pu obtenir chez les femelles, et que nous allons étudier, corroborent les résultats obtenus chez les mâles.

C. — INFLUENCE SUR LES SOIES DE LA BORDURE DE L'ABDOMEN ET DES PLÉOPODES DES FEMELLES SACCULINÉES.

La pilosité de la bordure de l'abdomen et des exopodites des pléopodes est périodique chez les femelles normales ; or, nous avons vu que ce caractère n'apparaît pas, ou qu'il régresse lorsqu'il est déjà acquis,

quand les femelles sont opérées des pédoncules oculaires. Ces mêmes caractères existent sous une forme permanente chez les femelles parasitées, mais sont moins accentués que lorsqu'ils apparaissent sous une forme périodique chez une femelle normale. Nous avons pensé à expérimenter l'ablation des pédoncules oculaires sur des femelles parasitées afin de savoir si les caractères de ces animaux allaient régresser comme ceux des individus normaux.

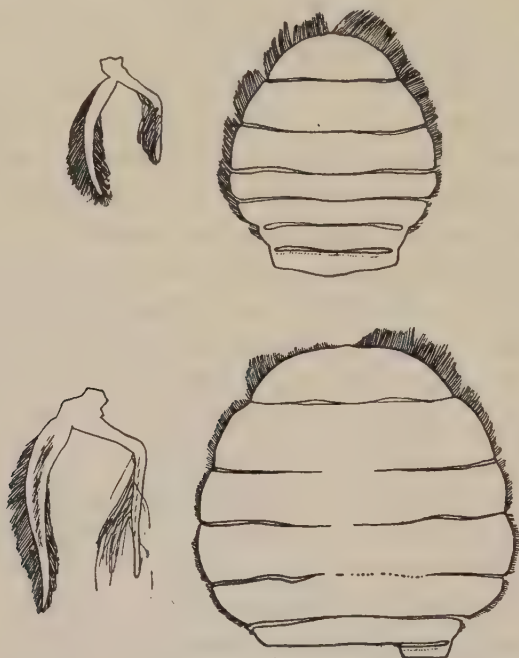


FIG. 45. — Figure montrant que la pilosité de la bordure de l'abdomen et des pléopodes ne disparaît pas chez les animaux parasités opérés des pédoncules oculaires.

En haut : pléopode supplémentaire et abdomen d'un mâle parasité, opéré des pédoncules oculaires (après la première mue) ($\times 2$). — En bas : pléopode III et abdomen d'une femelle parasitée, opérée des pédoncules oculaires (après la première mue) ($\times 2$).

Nous avons alors été gênée par le fait, déjà signalé au cours de la deuxième partie (p. 194), que les femelles à Sacculine interne ne sont guère reconnaissables malgré leurs caractères sexuels légèrement modifiés ; à l'époque où nous avons expérimenté, les femelles acquièrent leurs caractères périodiques et il est donc difficile de discerner les femelles saines de celles qui possèdent un parasite interne. Mais, chez des femelles qui avaient été considérées comme normales et opérées comme telles, nous avons pu constater la sortie de la Sacculine quelque temps après

l'opération. Au moment où ces femelles avaient été mises en élevage (au mois de février), elles possédaient des caractères hyperféminisés et nous avions pensé qu'ils existaient en tant que caractères périodiques précocement apparus ; en fait, ils avaient dû apparaître sous l'influence de la Sacculine ; en effet, ces animaux ont mué une ou plusieurs fois durant leur captivité sans qu'il y ait disparition des caractères de pilosité de l'abdomen et des pléopodes ; la Sacculine est sortie ensuite à la fin d'avril ou au mois de mai.

L'ablation des pédoncules oculaires n'a donc aucune influence sur les soies des femelles sacculinées (fig. 45).

L'ablation des pédoncules oculaires ne semble donc pas faire régresser les caractères qui sont déjà apparus sous l'influence féminisante de la Sacculine ; deux autres expériences sont venues prouver également que l'absence de ces organes n'entraîne pas une modification des caractères qui existent déjà.

D. — MUE DES ANIMAUX SANS PÉDONCULES OCULAIRES APRÈS LA MORT DU PARASITE.

Nous avons vu (troisième partie, p. 228) que les animaux auxquels nous avons enlevé simultanément les pédoncules oculaires et le sac viscéral de leur parasite, avaient mué en élevage ; la plupart sont morts après la première mue ; mais nous avons constaté un cas où l'animal a mué deux fois avant sa mort. Cet animal étant un mâle, nous avons pu examiner l'évolution de l'abdomen après la mort du parasite (fig. 46) ;



FIG. 46. — Évolution de l'abdomen d'un mâle parasité, opéré des pédoncules oculaires, ayant mué après l'ablation du sac viscéral de son parasite ($\times 2$).

l'abdomen n'a pas évolué et sa forme ne s'est pas modifiée, le rapport R de féminisation n'a sensiblement pas changé ; l'abdomen est resté au stade où il se trouvait au moment où la Sacculine est sortie.

Nous ne pouvons tirer de conclusions, étant donné que nous n'avons eu qu'un seul exemplaire. Cependant, nous avons pu corroborer ce fait en examinant les animaux qui n'ont mué qu'une seule fois, et en comparant l'abdomen de la mue avec celui de l'animal mort ; la mesure ne peut pas, dans ce cas, être très précise, car l'abdomen de l'animal qui venait de muer était extrêmement mou. Cependant, nous n'avons jamais eu l'impression que le rapport de féminisation ait diminué.

Cette expérience nous montre donc que l'ablation des pédoncules oculaires ne peut faire régresser des caractères déjà acquis sous l'influence du parasite, même lorsque celui-ci est mort ; les caractères acquis sous l'influence du parasite n'évoluent plus.

E. — RÉGÉNÉRATION DES ORGANES COPULATEURS.

Lorsqu'on coupe à un mâle un ou les deux organes copulateurs, ceux-ci régénèrent en quelques mues. Nous avons d'abord pratiqué cette expérience chez des animaux sans pédoncules oculaires ; en effet,



FIG. 47. — Régénération d'un organe copulateur chez un mâle non parasité, opéré des pédoncules oculaires.

a. régénérat à la deuxième mue ; — b. régénérat à la troisième mue ($\times 4$).

l'ablation de ces organes provoquant une fréquence de mues beaucoup plus grande, la régénération est très rapide. L'organe est coupé à sa base et l'animal est gardé en élevage ; à la mue suivante, l'organe est en début de régénération ; à la troisième ou à la quatrième mue, après l'opération, l'organe est totalement régénéré. L'expérience a été pra-

tiquée sur des animaux normaux et sur des animaux parasités. Nous avons relaté cette expérience dans une note préliminaire (1953).

Lorsque les animaux ne sont pas parasités, ils régénèrent un organe en tous points identique à celui qui est laissé en qualité de témoin (fig. 47).

Lorsque les animaux sont parasités, ils régénèrent un organe légèrement différent de l'organe témoin ; le degré de féminisation est plus accentué. Si l'animal a des caractères sexuels peu modifiés par la Saccu-

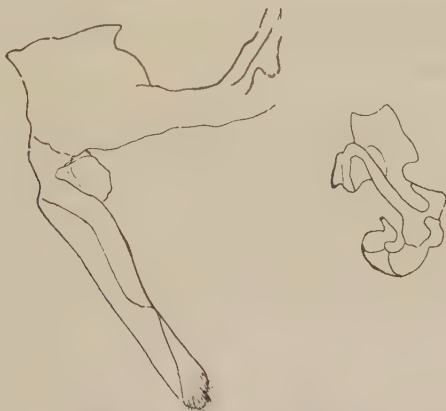


FIG. 48. — Régénération d'un organe copulateur chez un mâle parasité, opéré des pédoncules oculaires.
a. organe témoin ($\times 4$) ; — b. organe en cours de régénération à la première mue ($\times 4$).

line, l'organe régénéré a la forme d'un stylet copulateur normal, mais il est plus atrophié que l'organe témoin ; au contraire, si l'animal est très modifié, l'organe régénéré est courbé comme un exopodite femelle (fig. 48-49).

On peut expliquer ce phénomène par l'hypothèse suivante : lorsque la Sacculine exerce son influence féminisante, elle se heurte à des organes déjà différenciés dans le sens mâle et son action est d'autant moins importante que l'organe est plus différencié. Mais, lorsque cet organe est enlevé et qu'il régénère, la Sacculine peut agir sur lui comme sur un organe indifférencié et la féminisation est donc plus importante.

Cette expérience nous montre que l'action de la Sacculine est d'autant plus forte en intensité qu'elle est plus proche de sa maturité ; en effet, la vitesse de régénération est la même chez tous les animaux et la Sacculine agit durant le même espace de temps ; or, l'organe en régénération est d'autant plus modifié que les autres caractères sexuels sont plus

féminisés. Il faut admettre que l'influence féminisante de la Sacculine s'accumule au fur et à mesure.

Nous avons fait la même expérience en laissant aux animaux leurs pédoncules oculaires ; la régénération a eu lieu également aussi bien chez les individus sains que chez ceux qui étaient parasités. Chez les animaux non parasités, l'organe régénéré a été semblable à l'organe témoin ; chez les animaux sacculinés, nous n'avons jamais pu obtenir



FIG. 49. — Régénération d'un organe copulateur chez un mâle parasité, opéré des pédoncules oculaires. *a.* organe témoin ($\times 4$) ; — *b.* organe en cours de régénération à la deuxième mue ($\times 4$) ; — *c.* le même organe à la troisième mue ($\times 4$).

un régénérat complet : en effet, chez ces derniers, la Sacculine devient externe avant que l'organe soit complètement régénéré ; le rythme des mues étant très lent par rapport à celui des animaux opérés, les animaux mettent plusieurs mois pour régénérer l'organe excisé. Nous n'avons donc pas pu comparer les régénérats des animaux parasités privés de leurs pédoncules oculaires, avec ceux des animaux également parasités qui ont conservé ces organes. Nous ne savons donc pas si, à stade de féminisation égal, le régénérat est plus féminisé dans le cas des animaux qui ont gardé leurs pédoncules oculaires que dans le cas contraire.

F. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS DE L'INFLUENCE DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LES CRABES PARASITÉS PAR *Sacculina carcini*.

L'étude du parasitisme et les ablations de pédoncules oculaires sur des animaux parasités nous ont permis de réunir quelques rensei-

gnements sur le mécanisme de la féminisation des caractères sexuels par la Sacculine.

Le fait que l'ablation des pédoncules oculaires ne provoque pas la disparition des caractères de pilosité de l'abdomen et des pléopodes chez les femelles sacculinées, alors qu'elle fait disparaître les caractères périodiques des femelles non parasitées, montre que ces caractères de pilosité sont bien une hyperféminisation des caractères permanents et non pas une présence constante des caractères périodiques. Ce phénomène est accompagné d'une réduction des gonades, ce qui donne, un argument de plus à l'indépendance des caractères permanents vis-à-vis des gonades.

Quel est le mécanisme de la féminisation des caractères sexuels mâles ? Nous avons vu que SMITH avait pensé à une modification due à un changement dans le métabolisme des graisses. Nous avons vu également l'hypothèse de VEILLET : chez les animaux parasités l'action du génotype s'efface devant l'influence d'un milieu intérieur modifié qui a le pouvoir de féminiser les caractères sexuels externes ; ce pouvoir se traduit par un virement des mâles vers la forme femelle et par une hyperféminisation des femelles.

Nous appuyons également cette hypothèse ; et nous pensons, de plus, que cette action féminisante du parasite est d'autant plus forte en intensité que celui-ci est plus proche de sa maturité. En effet, lorsque nous observons les différents régénérats d'organes copulateurs, nous voyons que l'organe régénéré est d'autant plus féminisé par rapport à l'organe témoin que les autres caractères sexuels de l'animal en expérience sont plus modifiés. Cependant la régénération a mis sensiblement le même espace de temps pour s'effectuer. Il faut donc admettre que le potentiel féminisant de la Sacculine s'accumule au fur et à mesure que son intensité s'accroît.

De plus, cette action féminisante semble durable ; lorsque le sac viscéral est enlevé, et que l'hôte mue à nouveau, le rapport de féminisation de l'abdomen reste le même ; les caractères acquis sous l'influence de la Sacculine paraissent l'être définitivement (afin de pouvoir étayer cette hypothèse il faudrait suivre les animaux pendant cinq ou six mois, ce que nous n'avons jamais pu réaliser).

L'ablation des pédoncules oculaires nous a fourni des résultats qui semblent à première vue contradictoires ; en effet, l'absence de ces organes provoque un ralentissement, parfois même un arrêt de la fémi-

nisation de l'abdomen des mâles ; par contre elle n'a aucune influence sur les soies qui existent chez les mâles et les femelles sacculinés ; de plus elle n'empêche pas la régénération d'un organe plus féminisé que l'organe témoin.

Nous pensons qu'il s'agit de phénomènes différents. Examinons d'abord deux groupes d'animaux ; chez l'un, nous avons constaté un ralentissement de la féminisation de l'abdomen ; chez l'autre nous n'avons pas observé de régression des caractères de pilosité.

Le premier point qu'il nous faut préciser est que les animaux n'ont pas été pris au même stade de féminisation ; les premiers ont été pris à un stade peu féminisé, les autres étaient arrivés au dernier stade de la féminisation (nous avons expliqué p. 255 les raisons de ce choix).

De plus, il ne faut pas oublier qu'il s'agit de deux phénomènes différents ; dans le cas de l'évolution de l'abdomen, l'ablation des pédoncules oculaires entrave le développement d'un phénomène qui n'est pas encore apparu. Au contraire, dans le deuxième cas il s'agit de caractères déjà apparus et qui ne régressent pas. Il est possible que l'ablation des pédoncules oculaires, qui modifie le métabolisme des animaux (les individus parasités muent au même rythme que les animaux normaux), ait une influence néfaste sur le développement de la Sacculine elle-même. Chez les animaux opérés et parasités qui sont morts en élevage, nous avons trouvé relativement peu de racines à la dissection, mais le nombre d'animaux disséqués n'est pas suffisant pour en tirer une conclusion ; dans ce cas, la Sacculine n'exercerait plus qu'une faible influence. Au contraire, l'ablation des pédoncules oculaires effectuée sur des animaux hyperféminisés, donc parasités depuis longtemps, et dont la Sacculine est prête à sortir, ne peut avoir aucune influence sur le développement du parasite.

On peut également supposer que l'ablation des pédoncules oculaires exerce une influence non pas sur la Sacculine elle-même mais sur son activité féminisante. En effet, le ralentissement de la féminisation semble dépendre du rythme des mues ; il est d'autant plus fort que les mues sont plus rapprochées. Il est possible que le pédoncule oculaire n'ait qu'une influence indirecte aussi bien chez les femelles impubères (p. 247) que chez les mâles parasités. Le rythme des mues augmentant, le métabolisme interne est changé. L'action de la Sacculine serait alors entravée par l'absence d'une réaction physico-chimique cellulaire habituellement réglée, chez les femelles par la composition chromosomique

des cellules, et chez les mâles parasités par le milieu intérieur qui est modifié par la présence du parasite. Cette réaction pourrait se produire à un stade déterminé de l'intermue ; ce stade étant accéléré chez les animaux sans pédoncules oculaires, cette réaction physico-chimique ne pourrait avoir lieu, ou se produirait pendant un laps de temps très court.

Mais l'ablation des pédoncules oculaires n'aurait pas d'effet sur les caractères qui sont déjà apparus. En effet, l'absence de ces organes ne fait pas disparaître les caractères de pilosité des mâles et des femelles parasités ; elle ne fait pas régresser la féminisation de l'abdomen des animaux dont le parasite est enlevé et qui muent à nouveau. De même, l'ablation des pédoncules oculaires n'empêche pas l'organisme de régénérer un organe plus modifié que l'organe témoin. Il faut admettre que le parasite a amené l'organisme de son hôte à un certain stade de modifications profondes, et que le potentiel féminisant qui s'est accumulé est la cause de la modification de l'organe régénéré.

Il est regrettable que nous n'ayons pu comparer ces régénérats avec ceux des animaux qui ont gardé leurs pédoncules oculaires ; nous ne pouvons donc savoir si, dans ce dernier cas, l'organe régénéré est plus féminisé.

RÉSUMÉ DE LA TROISIÈME PARTIE

I. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les phénomènes de la croissance.

A. — INFLUENCE SUR LES ANIMAUX NORMAUX.

Mue. — L'ablation des pédoncules oculaires provoque une augmentation du nombre des mues ; comme chez les animaux non opérés la durée de l'intermue est fonction de la taille de l'animal en expérience et de la température. Cependant le raccourcissement de la durée de l'intermue est plus important chez les animaux adultes que chez les animaux d'une taille inférieure à 10 mm et surtout à 5 mm.

Nous n'avons jamais décelé la présence d'une hormone accélératrice de la mue.

Croissance. — Le taux de croissance augmente chez les animaux opérés. Il diminue légèrement lorsque les animaux ont effectué plusieurs

mues successives ; il diminue un peu également à l'époque où les animaux effectuent le plus grand nombre de mues (juillet et août).

Longévité. — Les mues successives épuisent les animaux privés de leurs pédoncules oculaires ; aussi leur vie est-elle courte ; ils meurent souvent dans les jours qui suivent une de leurs mues ; à la dissection leur corps semble vide de toutes réserves.

B. — INFLUENCE SUR LES ANIMAUX PARASITÉS.

L'ablation des pédoncules oculaires n'a pas d'effet sur la mue des animaux sacculinés dont le parasite externe est vivant ; il faut pour provoquer la mue, pratiquer simultanément l'ablation du sac viscéral du parasite et des pédoncules oculaires de l'hôte.

Il est probable que la Sacculine en absorbant les réserves du Crabe entraîne une diminution du métabolisme qui persiste à la mort du parasite, l'hôte étant trop épuisé pour réagir ; seule l'ablation des pédoncules oculaires permet à l'animal de muer en provoquant une augmentation du métabolisme.

II. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la ponte.

L'ablation des pédoncules oculaires provoque chez *Pachygrapsus marmoratus* une maturation prématurée des ovaires qui n'est généralement pas suivie par la ponte ; en effet, l'ovogénèse se déclenche et la vitellogénèse est entravée. La ponte ne se produit pas, même à l'époque où les femelles sont habituellement ovigères.

L'ovogénèse se déclenche en toute saison aussi bien chez les femelles pubères que chez les femelles impubères ; chez ces dernières, l'ovogénèse se produit seulement lorsque les animaux qui sont opérés ont déjà atteint un certain stade d'évolution.

L'inhibition partielle de la ponte doit être due au rythme accéléré des mues qui provoque un épuisement des matériaux indispensables à la vitellogénèse. Il existe donc un véritable antagonisme entre le cycle de la mue et celui de la ponte.

III. — Influence de l'ablation des pédoncles oculaires sur l'évolution des caractères sexuels externes.

A. — INFLUENCE SUR LES FEMELLES NORMALES.

L'ablation des pédoncles oculaires provoque un ralentissement de l'évolution de la féminisation des caractères sexuels externes chez les femelles impubères ; l'évolution des caractères sexuels externes est cependant normale et ceux-ci se forment progressivement. Il n'est pas démontré que ce ralentissement soit dû à un rôle direct des pédoncles oculaires ; le rythme accéléré des mues joue certainement un rôle.

Lorsque les femelles sont privées de leurs pédoncles oculaires au stade prépubère, la féminisation est arrêtée à ce stade et les caractères de la puberté n'apparaissent pas. L'ablation des pédoncles oculaires a également une influence sur les femelles pubères ; elle entrave, ou fait régresser lorsqu'ils existent, les caractères sexuels périodiques.

B. — INFLUENCE SUR LES ANIMAUX PARASITÉS.

Action sur la féminisation de l'abdomen des mâles. — Lorsque les animaux parasités sont opérés des pédoncles oculaires alors qu'ils ne sont encore que peu modifiés par la Sacculine, la féminisation de leur abdomen est ralentie. Mais chez les animaux déjà très modifiés les caractères acquis sous l'influence du parasite ne régressent pas.

Mue des Crabes à Sacculine tombée. — Lorsque les animaux qui ont perdu leur Sacculine externe sont opérés des pédoncles oculaires, la féminisation de l'abdomen ne régresse pas aux mues qui suivent l'ablation ; mais le nombre des cas observés n'est pas suffisant pour en tirer une conclusion.

Régénération des organes copulateurs chez les mâles parasités. — Lorsqu'on enlève un organe copulateur à un Crabe parasité, il régénère un organe qui est d'autant plus modifié que les caractères sexuels sont plus modifiés.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I. — Conclusions relatives à l'influence de la Sacculine sur les caractères sexuels externes de *Pachygrapsus marmoratus*.

Nous avons vérifié que la féminisation des caractères sexuels externes des mâles parasités était indépendante de l'état de leurs gonades. Le mécanisme intime de la féminisation parasitaire semble bien dû, comme l'a pensé VEILLET, à un changement du milieu interne agissant sur les caractères sexuels.

Cependant l'ablation des pédoncules oculaires est capable d'entraver l'action de la Sacculine lorsque celle-ci est encore jeune et qu'elle n'a pas eu le temps d'exercer longtemps son influence féminisante (p. 253). L'ablation des pédoncules oculaires doit agir sur la Sacculine, soit en changeant le métabolisme et en entravant ainsi le développement même de la Sacculine, soit en supprimant des équilibres physiologiques qui sont nécessaires au mécanisme intime des modifications apportées à l'organisme parasité par la Sacculine (p. 262). Le rythme accéléré des mues joue également un rôle.

Mais l'ablation des pédoncules oculaires ne fait pas régresser les caractères sexuels déjà acquis sous l'influence du parasite aussi bien chez les mâles que chez les femelles sacculinés (p. 264). L'action de la Sacculine est d'ailleurs durable : lorsque le parasite est mort, les caractères sexuels acquis antérieurement sous son influence ne changent pas aux mues suivantes après l'ablation des pédoncules oculaires (p. 257) ; nous en concluons que les caractères sexuels sont transformés irrémédiablement par la Sacculine.

De plus, le potentiel féminisant de la Sacculine est d'autant plus fort en intensité que la Sacculine est plus proche de sa maturité ; en effet, un organe copulateur régénéré est d'autant plus féminisé que les caractères sexuels de l'animal sont plus modifiés (p. 258) ; cependant le laps de temps écoulé entre la perte de l'organe et sa régénération est la même à taille égale chez tous les Crabes parasités.

II. — Conclusions relatives au déterminisme des caractères sexuels de *Pachygrapsus marmoratus*.

Plusieurs arguments appuient l'idée que les caractères sexuels que nous avons appelés « caractères sexuels permanents » (p. 139), et qui se

sont développés avant la mue de puberté, sont indépendants vis-à-vis des gonades.

Tout d'abord ils se forment progressivement et individuellement bien avant le développement des gonades (première partie, p. 166).

Notre étude sur le parasitisme nous apporte également un argument : la Sacculine hyperféminise les caractères permanents des femelles, et, cependant, sous son action les gonades s'atrophient et la vitellogénèse est entravée, ce qui démontre l'indépendance des deux phénomènes (deuxième partie, p. 200).

Enfin les résultats obtenus en procédant à l'ablation des pédoncles oculaires sur des femelles impubères renforce notre affirmation ; alors que l'ablation des pédoncles oculaires entrave l'apparition des caractères sexuels périodiques (et en conséquence la puberté), l'opération ne fait que ralentir la féminisation des caractères permanents ; il n'est même pas certain que ce ralentissement soit dû à une influence directe des pédoncles oculaires ; il n'est peut être dû qu'à l'accélération de l'intermue (troisième partie, p. 247).

Les caractères sexuels périodiques ont une évolution plus complexe et sont en étroite relation avec le développement des gonades.

En effet, leur apparition coïncide avec la maturation des ovaires ; ils peuvent cependant exister avant que la vitellogénèse soit visible. De plus, les mêmes caractères qui sont périodiques chez les femelles normales existent sous une forme permanente chez les femelles sacculinées (ils sont alors légèrement atténués). Nous avons conclu après discussion (p. 200) qu'il pouvait s'agir d'une hyperféminisation des caractères permanents et qu'au contraire les caractères périodiques n'apparaissaient pas. Ce phénomène coïncidant avec l'atrophie des gonades, il semble donc y avoir disparition des caractères périodiques et dégénérescence des ovaires, et cela paraît établir une liaison entre les deux cycles.

Mais l'ablation des pédoncles oculaires dissociant le cycle de la ponte et celui des caractères périodiques, plusieurs hypothèses sont avancées :

Les caractères sexuels périodiques sont sous la dépendance de la vitellogénèse ; le développement de celle-ci étant entravé par l'ablation des pédoncles oculaires (p. 234) les caractères sexuels périodiques ne se développeraient pas. Nous avons vu (p. 249) la faiblesse de cette hypothèse.

Les organes du pédoncule oculaire pourraient avoir également un rôle direct. Les caractères sexuels périodiques seraient déclenchés par la sécrétion d'une hormone spécifique produite par le pédoncule oculaire.

Mais il n'est pas certain que les organes du pédoncule oculaire aient un rôle direct sur les caractères sexuels périodiques et sur la puberté ; il est possible que certaine réaction physicochimique réglée par le pédoncule oculaire ait un rôle dans la formation de ces caractères ; cette hypothèse nous semble la plus vraisemblable.

En résumé :

Les caractères sexuels qui ne sont pas sujets à des variations périodiques ne dépendent pas des gonades ; de même les caractères sexuels femelles qui sont acquis par les mâles sacculinés, ainsi que l'hyperféminisation des caractères sexuels des femelles parasitées sont indépendants de l'état des gonades.

Mais le cycle des caractères périodiques est en liaison étroite avec celui des ovaires ; il est vraisemblable que les glandes génitales ne sont pas seules à intervenir dans leur développement.

BIBLIOGRAPHIE

1938. ABRAMOWITZ (A. A.) et (R. K.). — On the specificity and related properties of the Crustacean chromatophorotropic hormone. *Biol. Bull.*, **74**, 2, 278-296.
1940. — Moulting, growth and survival after eyestalk removal in *Uca pugilator*. *Biol. Bull.*, **78**, 2, 179-188.
- 1955 a. BALESDENT-MARQUET (M. L.). — Remarques sur le cycle ovarien, le cycle des mues et les caractères sexuels secondaires chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. *C. R. Acad. Sc.*, **236**, 10, 1086-1088.
- 1955 b. — Castration temporaire aux rayons X et déterminisme des caractères sexuels temporaires chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. *C. R. Acad. Sc.*, **240**, 11, 1275-1277.
- 1955 c. — Influence de la température sur la mue, l'activité ovarienne et les caractères sexuels temporaires du Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. *C. R. Acad. Sc.*, **240**, 12, 1372-1374.
1936. BALSS (H.). — Decapoda in fishery grounds near Alexandria. *Fish. Res. Egypt. Notes and Memoirs*, n° 15.
1928. BASSE (E.) et PEREZ (Ch.). — Sur un monstre double de Sacculine. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **53**, 140-145.
1948. BAUCHAU (A. G.). — Phénomènes de croissance et glande sinuaire chez *Eriocheir sinensis*. *Ann. Soc. roy. Belg.*, **79**, pp. 73-86.

1914. BEAUCHAMP (P. de). — Aperçu sur la répartition des êtres dans la faune des marées de Roscoff. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **39**, pp. 29-43.
1951. BLISS (D. E.). — Metabolic effects of sinus gland or eyestalk removal in the land Crab *Gecarcinus lateralis*. *Anat. Rec.*, **111**, 3, p. 502.
1952. — et WELSCH (J. H.). — The neurosecretory system of Brachyuran Crustacea. *Biol. Bull.*, **103**, 2, pp. 157-169.
1887. BONNIER (J.) et GIARD (A.). — Contribution à l'étude des Bopyriens. *Trav. Inst. Zool. Lille et Lab. Marit. Wimereux*, **5**, pp. 1-272.
1937. BOSCHMA (H.). — The species of the genus *Sacculina* (Crustacea Rhizocephala). *Zool. Meded.*, **19**, 3/4, pp. 187-328.
1941. BOURQUIN (E.) et KLEINHOLZ, (L. H.). — Effects of eyestalk removal on Decapoda Crustaceans *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **27**, pp. 145-149.
1940. BOUVIER (E. L.). — Décapodes marcheurs. Faune de France. Paris, Lechevalier.
1944. BRAND (T. von) et REINHARD (E. G.). — The fat content of *Pagurus* parazited by *Peltogaster* and its relation to theories of Sacculinization. *Physiol. Zool.*, **17**, 1, pp. 31-41.
1947. — — Observations on the fat content hermit Crabs parazited by a Bopyrid. *Proc. Helm. Soc. Washington*, **14**, pp. 67-73.
1938. BROWN (F. A.). — An internal secretion affecting viability in Crustacea. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **24**, pp. 551-555.
1939. — et CUNNINGHAM (O.). — Influence of the sinus gland of Crustaceans on normal viability and ecdysis. *Biol. Bull.*, **77**, 1, pp. 104-114.
1947. — et JONES (G. M.). — Hormonal inhibition of ovarian growth in the Crayfish *Cambarus*. *Anat. Rec.*, **99**, 657.
1949. — — Ovarian inhibition by a sinus gland principle in the fiddler Crab. *Biol. Bull.*, **96**, 3, pp. 228-232.
1891. CANO (G.). — Sviluppo dei Doripidei, Leucosiadi, Corystoidei e Grapsidi. *Mem. Soc. ital. Sc.*, Sér. 3, 8, 4.
- 1953 a. CARLISLE (D. B.). — Studies on *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). III. On the activity of the moult-accelerating principle when administered by oral route. IV. On the site of origin of the moult accelerating principle experimental evidence. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, 3, pp. 278-291.
- 1953 b. — Studies on *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). V. The ovarian inhibition hormone and hormonal inhibition of sex reversal. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, 3 pp. 355-372.
- 1953 c. — Moulting hormones in *Leander*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **32**, 2, pp. 289-296.
1954. — On the hormonal inhibition of Moulting in Decapoda Crustacea. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **33**, 1, pp. 61-63.
1953. — et DOHRN (P. R. F.). — Studies on *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). II Experimental evidence for a growth and moult-accelerating factor obtainable from eyestalks. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, 1, pp. 69-83.
1953. — et PASSANO (L. M.). — The X-organ of Crustacea. *Nature*, **171**, pp. 1070-1071.
1885. CARUS (J.V.). — Prodomus faunae mediterraneae... Stuttgart, E. Koch.
1952. CHARNIAUX-COTTON (H.). — Castration chirurgicale chez un Crustacé

- Amphipode *Orchestia gammarella*, et déterminisme des caractères sexuels secondaires. Premiers résultats. *C. R. Acad. Sc.*, **234**, 26, pp. 2570-2572.
1953. — Étude du déterminisme des caractères sexuels secondaires par castration chirurgicale et implant d'ovaires chez un Crustacé Amphipode *Orchestia gammarella*. *C. R. Acad. Sc.*, **236**, 1, pp. 241-243.
1954. — Découverte chez un Crustacé Amphipode *Orchestia gammarella*, d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. *C. R. Acad. Sc.*, **239**, 13, pp. 780-782.
1955. — Le déterminisme hormonal des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Crustacé Amphipode). *C. R. Acad. Sc.*, **240**, 13, pp. 1487-1489.
1884. CZERNIAWSKY (V. I.). — Crustacea Decapoda Pontica littoralia. Kharkow.
1888. CLAUS (C. W.). — Ueber den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. *Arb. Zool. Inst. Univ. Wien*, **8**, 1, pp. 28-117.
1952. CORNUBERT (G.). — Influence de la Sacculine *Sacculina carcini* Thompson sur le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *C. R. Acad. Sc.*, **234**, 11, pp. 1218-1220.
- 1953 a. — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur la féminisation de l'abdomen du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius mâle parasité par *Sacculina carcini* Thompson. *C. R. Acad. Sc.*, **236**, 10, pp. 1082-84.
- 1953 b. — Régénération des organes copulateurs chez les *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius indemnes et sacculinés. *C. R. Acad. Sc.*, **236**, 11, pp. 1211-1212.
- 1954 a. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius parasité par *Sacculina carcini* Thompson, *Bull. Inst. Océan. Monaco*, **51**, n° 1039.
- 1954 b. — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur la ponte des femelles du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *C. R. Acad. Sc.*, **238**, 8, pp. 952-953.
- 1954 c. — Note préliminaire sur l'existence de caractères sexuels externes chez les femelles du Crabe *Pachygrapsus marmoratus*. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, **51**, n° 1050.
1952. — DÉMEUSY (N.) et VEILLET (A.). — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement des caractères sexuels externes des Décapodes Brachyours, *Carcinus maenas* Pennant et *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *C. R. Acad. Sc.*, **234**, 13, pp. 1405-07.
1953. — — — Hypothèses sur l'influence des pédoncules oculaires sur le déterminisme des caractères sexuels externes des Crustacés Décapodes. *C. R. Soc. biol.*, **147**, pp. 1264-1265.
1836. COSTA (O. G.). — Fauna del Regno di Napoli. Section Crustacea. Napoli.
1939. CUNNINGHAM (O.) et BROWN (F. A.). — Influence of the sinus gland of Crustacea on normal viability and ecdysis. *Biol. Bull.*, **77**, 1, pp. 104-114.
1935. DAY (J. H.). — The life-history of *Sacculina*. *Quart. J. Micr. Sc.*, **77**, 4, pp. 549-583.
1881. DELAGE (Y.). — Catalogue des Crustacés Edriophthalmes et Podophthalmes qui habitent les plages de Roscoff. *Arch. Zool. exp. gén.*, **9**, pp. 152-158.
1884. — Évolution de la Sacculine. *Arch. Zool. exp. gén.*, Sér. 2, **2**, 4, pp. 449-739.
1952. DÉMEUSY (N.), CORNUBERT (G.) et VEILLET (A.). — Effets de l'ablation

- des pédoncules oculaires sur le développement des caractères sexuels externes des Décapodes Brachyours *Carcinus maenas* Pennant et *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *C. R. Acad. Sc.*, **234**, 13, pp. 1405-1407.
1953. — — — Hypothèses sur l'influence des pédoncules oculaires sur le déterminisme des caractères sexuels externes des Crustacés Décapodes. *C. R. Soc. Biol.*, **147**, pp. 1264-1265.
1954. DÉMEUSY et LENEL (R.). — Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur la fréquence de la ponte chez *Carcinus maenas*. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, pp. 156-158.
1955. DÉMEUSY (N.) et VERNET-CORNUBERT (G.). — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes des femelles de *Carcinus maenas* et *Pachygrapsus marmoratus*. *C. R. Acad. Sc.*, **240**, 3, pp. 360-361.
1825. DESMAREST (A. G.). — Considérations générales sur la classe des Crustacés et description des espèces de ces animaux qui vivent dans la mer, sur les côtes ou dans les eaux douces de la France. Paris et Strasbourg.
1953. DOHRN (P. R. F.) et CARLISLE (D. B.). — Studies on *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). II. Experimental evidence for a growth and moult-accelerating factor obtainable from eyestalks. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, 1, pp. 69-83.
1933. DRACH (P.). — Sur la croissance de l'abdomen des Brachyours; cas de *Portunus puber*. *C. R. Acad. Sc.*, **197**, 1, pp. 93-95.
1934. — Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours; discontinuités chez *Carcinus maenas* Pennant. *C. R. Soc. Biol.* **116**, pp. 138-141.
1936. — Croissance allométrique et dimorphisme sexuel chez les Brachyours. *C. R. Acad. Sc.*, **203**, 17, pp. 820-823.
1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océan.*, **19**, 3, pp. 103-391.
1944. — Étude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **78**, 1, pp. 40-62.
- 1947 a. — Glande du sinus, mue et métabolisme chez les Crustacés. Conf. Scient. Intern. Endocr. Arthropodes.
- 1947 b. — Lumière, glande du sinus et vitesse de parcours des intermues chez *Leander serratus* Pennant. *C. R. Acad. Sc.*, **225**, 25, pp. 1376-1378.
1954. ÉCHALIER (G.). Recherches expérimentales sur le rôle de l'organe Y dans la mue de *Carcinus maenas* L. *C. R. Acad. Sc.*, **238**, 4, pp. 523-525.
1955. — Rôle de l'organe Y dans le déterminisme de la mue de *Carcinides* (*Carcinus*) *maenas* L. (Crustacés Décapodes); expériences d'implantation. *C. R. Acad. Sc.*, **240**, 14, pp. 1581-1583.
1775. FABRICIUS (J. C.). — Systema Entomologiae.... Leipzig. II.
1787. — Mantissa Insectorum.... I.
1924. FAUVEL (P.). — Sur la présence du crabe *Pachygrapsus marmoratus* à Saint Vaast-la-Hougue. *Bull. Lab. marit. Saint-Servan*, **4**.
1928. FISCHER (E.). — Recherches de bionomie et d'océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. *Ann. Inst. Océan.*, **5**, 3, pp. 201-429.
1940. FOXON (G. E. H.). — Notes on the life-history of *Sacculina carcini* Thompson. *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **24**, 1, pp. 253-264.
1953. FRENTZ (R.) et VEILLET (A.). — Teneur en lipides et déterminisme des

- caractères sexuels externes chez le Crabe *Carcinus maenas* parasité par le Rhizocéphale *Sacculina carcini* Thompson. *C. R. Acad. Sc.*, **236**, 22, pp. 2168-2170.
1951. FROST (R.), SALOUM (R.) et KLEINHOLZ (L. H.). — Effect of sinus gland and of eyestalk removal on rate of oxygen consumption in *Astacus*. *Anat. Rec.*, **111**, 3, p. 572.
1953. GABE (M.). — Sur l'existence, chez quelques Crustacés Malacostracés, d'un organe comparable à la glande de la mue des Insectes *C. R. Acad. Sc.*, **237**, 18, pp. 1111-1113.
1886. GIARD (A.). — De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels de leurs hôtes. *C. R. Acad. Sc.*, **103**, 1, pp. 84-86.
1887. — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés Décapodes. *Bull. Scient. Fr. Belg.*, sér. 2, **10**, 1/2, pp. 1-28.
1887. — et BONNIER (J.). — Contribution à l'étude des Bopyriens. *Trav. Inst. Zool. Lille et Lab. marit. Wimereux*, 5, pp. 1-272.
1911. GOLDSCHMIDT (R.). — Le déterminisme du sexe et de l'intersexualité. Paris, Alcan.
1929. HAEMMERLI-BOVERI (V.). — Ueber die Determination des sekundären Geschlechtsmerkmale (Brutsackbildung) der weiblichen Wasserrassel durch das Ovar. *Zeitsch. vergl. Physiol.*, **4**, 668-698.
1937. HANSTRÖM (B.). — Die Sinusdrüse und der hormonal bedingte Farbwechsel der Crustaceen. *Kgl. Svenska Vetensk. Handl.*, sér. 3, **16**, pp. 1-99.
1939. — Hormones in invertebrates. Oxford.
1951. HAVEL (V. J.) et KLEINHOLZ (L. H.). — Effect of seasonal variation, sinus gland removal and eyestalk removal on concentration of blood calcium in *Astacus*. *Anat. Rec.*, **111**, 3, p. 571.
1948. HELDT (J. H.). — Sur les caractères sexuels secondaires périodiques chez deux crevettes : *Processa canaliculata* Leach et *Periclimenes amethysteus* Risso. *Bull. Soc. Sc. nat. Tunisie*, 1, pp. 27-28.
1863. HELLER (C.). — Die Crustaceen des Südlichen Europa. *Crustacea Podophthalmia*. Wien.
1790. HERBST (J. F. W.). — Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten. Berlin, 1.
1941. HESS (W. N.). — Factors influencing moulting in the Crustacean, *Crangon armillatus*. *Biol. Bull.*, **81**, 2, pp. 215-220.
1948. HIATT (R. W.). — The biology of the lined shore-crab *Pachygrapsus crasipes* Randall. *Pacif. Sc.*, **2**, 3, pp. 135-213.
1948. HOESTLANDT (H.). — Recherches sur la biologie de l'*Eriocheir sinensis* en France (Crustacé Brachyoure). *Ann. Inst. Océan.*, **24**, 1, pp. 1-116.
1943. HÖGLUND (H.). — On the biology and larval development of *Leander squilla* L. forma typica de Man. *Svensk. Hydrol. biol. Komm. Skrifter*, Nyser. Biol., **2**, 6, pp. 1-44.
1931. HUXLEY (J. S.) et RICHARDS (O. W.). — Relative growth of the abdomen and the carapace of the shore-crab *Carcinus maenas*. *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **17**, 3, pp. 1001-1015.
1947. JONES (G. M.) et BROWN (F. A.). — Hormonal inhibition of ovarian growth in the Crayfish *Cambarus*. *Anat. Rec.*, **99**, p. 657.

1949. — — Ovarian inhibition by a sinus gland principle in the fiddler Crab. *Biol. Bull.*, **96**, 3, pp. 228-232.
1952. KINCAID (F. D.) et SCHEER (B. T.). — Hormonal control of metabolism in Crustaceans. IV, Relation of time composition of *Hemigrapsus nudus* to intermolt cycle and sinus gland *Physiol. Zool.*, **25**, pp. 372-380.
1941. KLEINHOLZ (L. H.) et BOURQUIN (E.). — Effects of eyestalk removal on Decapod Crustaceans. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **27**, pp. 145-149.
1931. — et HAVEL (V. J.). — Effect of seasonal variation, sinus gland removal, and eyestalk removal on concentration of blood calcium in *Astacus*. *Anat. Rec.*, **111**, 3, pp. 571-572.
1931. — FROST (R.) et SALOUM (R.). — Effect of sinus gland and of eyestalk removal on rate and oxygen consumption in *Astacus*. *Anat. Rec.*, **111**, 3, p. 572.
1872. KOSSMAN (R.). — Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Renkenfüssler. *Arb. Zool. Inst. Würzburg*, **1**, 97-137.
1942. KYER (D. L.). — The influence of the sinus glands of gastrolith formation in the Crayfish. *Biol. Bull.*, **82**, 1, pp. 68-78.
1805. LATREILLE (P. A.). — Histoire naturelle des Crustacés et des Insectes. VI.
1824. — Entomologie, ou histoire naturelle des Crustacés, des Arachnides et des Insectes. Dans *Encyclopédie méthodique*. X.
1927. LEBOUR (M. V.). — Studies of the Plymouth *Brachyura*. I. *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **14**, 3, 795-820.
1947. LEGRAND (J. J.). — Modalités de la régénération des organes mâles externes chez les Oniscoïdes intersexués. *C. R. Soc. biol.*, **141**, 7/8, pp. 382-383.
1954. LENEL et DÉMEUSY (N.). — Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur la fréquence de la ponte chez *Carcinus maenas*. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, pp. 156-158.
1933. LE ROUX (M. L.). — Recherches sur la sexualité des Gammariens ; croissance, reproduction, déterminisme des caractères sexuels secondaires. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, suppl. 16, 138 p.
1846. LUCAS (P. H.). — Histoire naturelle des animaux articulés. Dans : *Exploration scientifique de l'Algérie. Zoologie*. I.
1952. MATSUMOTO (K.). — On the sacculinization of *Charybdis japonica* (A. Milne-Edwards). *Biol. J. Okayama Univ.*, **1**, 1/2, pp. 84-89).
1912. MEGUSAR (F.). — Experimente über den Farbwechsel der Crustaceen. *Arch. Entw. Mech.*, **33**, p. 462-465.
1941. MIYASHITA (Y.). — Observations on an Entoniscid Parasite of *Eriocheir japonicus* De Haan, *Entionella fluviatilis*, n. g., n. sp. *Jap. J. Zool.*, **9**, 2, pp. 251-267.
1935. — et OKADA (Y.). — Sacculinization in *Eriocheir japonicus* De Haan, with remarks on the occurrence of complete sex-reversal in parasitized male crabs. *Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ.*, **B**, **10**, 3, pp. 109-208.
- 1932 a. MONOD (Th.). — *Brachyura maroccana*. *Bull. Soc. Sc. nat. Maroc*, **12**, pp. 142-155 et 199-200.
- 1932 b. — Crustacés exotiques en Méditerranée. *La Terre et la Vie*, **2**, 2, pp. 65-73.
1926. NILLSON-CANTEL (C. A.). — Ueber Veränderungen der sekundären Geschlechtsmerkmale bei Paguriden durch die Einwirkung von Rhizocephalen. *Ark. f. Zool.*, **18**, A, 13, pp. 1-21.

1932. NOUVEL (L.). — Les caractères sexuels secondaires de l'abdomen des Crustacés Natantia. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.*, 2^e sér., 4, pp. 407-410.
1792. OLIVI (G.). — Zoologia adriatica. Bassano.
1943. PANOUSE (J. B.). — Influence de l'ablation du pédoncule oculaire sur la croissance de l'ovaire chez la crevette *Leander serratus*. *C. R. Acad. Sc.*, 217, 22, pp. 553-555.
1944. — L'action de la glande du sinus sur l'ovaire chez la crevette *Leander serratus*. *C. R. Acad. Sc.*, 218, 7, pp. 293-294.
1946. — Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. L'adaptation chromatique et la croissance ovarienne chez la crevette *Leander serratus*. *Ann. Inst. Océan.*, 23, 2, pp. 65-147.
1947. — La glande du sinus et la maturation des produits génitaux chez les Crevettes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. 33, pp. 160-163.
- 1951 a. PASSANO (L. M.). — The X-organ sinus gland neurosecretory system in Crabs. *Anat. Rec.*, 111, 3, p. 502.
- 1951 b. — The X-organ, a neurosecretory gland controlling moulting in Crabs. *Anat. Rec.*, 111, 3, p. 559.
1952. — Phase contrast observations on living neurosecretory cells of *Sesarma*. *Anat. Rec.*, 112, 3, pp. 460-461.
1953. — Neurosecretory control of moulting in Crabs by the X-organ sinus gland complex. *Physiol. Comp. Oec.*, 3, pp. 155-189.
1953. — et CARLISLE (D. B.). — The X-organ of Crustacea. *Nature*, 171, pp. 1070-1071.
1928. PEREZ (Ch.). Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyours. *C. R. Acad. Sc.*, 186, 7, pp. 461-463.
- 1933 a. — Caractères différentiels des sexes chez le crabe *Pachygrapsus marmoratus*. *C. R. Soc. Biol.*, 113, pp. 866-868.
- 1933 b. — Action de la sacculine sur les caractères sexuels externes du *Pachygrapsus marmoratus*. *C. R. Soc. Biol.* 113, pp. 1027-1029.
1928. PEREZ (Ch.) et BASSE (E.). — Sur un monstre double de sacculine. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 53, pp. 140-145.
1918. PESTA (O.). — Die Decapoden fauna der Adria, Leipzig.
1937. PETERS (N.). — Ausbreitung und Verbreitung der chinesischen Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* Milne-Edwards) in Europa in der Jahren 1933 bis 1935: *Mitt. Hamb. Zool. Mus.*, 47, pp. 1-31.
1939. PORA (E. A.). — Supra vietuirea la aer a crabulin *Pachygrapsus marmoratus*. *Bull. Soc. Sc. Natur. Romania*, n° 13, pp. 9-15.
1909. POTTS (F. A.). — Observations on the changes in a common shore-crab caused by sacculina. *Proc. Camb. Phil. Soc.*, 15, 2, pp. 96-100.
1929. PRENANT (M.). — Sur l'extension actuelle de *Pachygrapsus marmoratus*. *Bull. Lab. marit. Saint-Servan*, 4, pp. 3-4.
1897. PRUVOT (G.). — Essais sur les fonds et la faune de la Manche occidentale comparés à ceux du Golfe du Lion. *Arch. Zool. exp. gén.*, sér. 3, 8 pp. 511-617.
1917. PRZIBRAM (H.). — Transitären Sherenformen der Winterkrabbe *Gelasimus pugnax*. *Arch. f. Entw. Mec.*, 43.
1953. REYNIER (M.) et VEILLET (A.). — Note sur les rapports entre la mue et la ponte chez les Crustacés. Congrès de l'A.F.A.S.

1944. REINHARD (E. G.) et VON BRAND (T.). — The fat content of *Pagarus* parasitized by *Peltogaster* and its relation to theories of Sacculinization. *Physiol. Zool.*, **17**, 1, pp. 31-41.
1947. — Observations on the fat content of hermit crabs parasitized by a bopyrid. *Proc. Helm. Soc. Washington*, **14**, pp. 67-73.
1931. RICHARDS (O. W.) et HUXLEY (J. S.). — Relative growth of the abdomen and the carapace of the shore-crab *Carcinus maenas*. *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **17**, 3, pp. 1001-1015.
1816. RISSO (A.). — Histoire naturelle des Crustacés de la région de Nice, Paris.
1558. RONDELET (G.). — L'histoire naturelle entière des Poissons. Lyon, M. Bonhomme, Livre 18.
1951. SALOUM (R.), FROST (R.) et KLEINHOLZ (L. H.). — Effect of sinus gland and of eyestalk removal on rate of oxygen consumption in *Astacus*. *Anat. Rec.*, **111**, 3, p. 572.
1952. SCHEER (B. T.) et KINCAID (F. D.). — The hormonal control of metabolism in Crustaceans. IV. Relation of time composition of *Hemigrapsus nudus* to intermolt cycle and sinus gland. *Physiol. Zool.*, **25**, pp. 372-380.
1954. SCHEER, (B. T.) et SCHEER (M. A. R.). — Hormonal control of metabolism on Crustaceans. VII. Moulting and colour change in the prawn *Leander serratus*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **25**, 2, pp. 397-418.
1911. SCHLEGEL (C.). — Recherches faunistiques sur les Crustacés Décapodes Brachyours de la région de Roscoff. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, **24**, pp. 133-179.
- 1942 a. SCUDAMORE (H. H.). — Hormonal regulation of molting and some related phenomena in the crayfish *Cambarus immunis*. *Anat. Rec.*, **84**, 4, pp. 514-515.
- 1942 b. — Influence of the sinus gland upon certain metabolic changes associated with molting in the crayfish *Cambarus immunis*. *Anat. Rec.*, **84**, 4 pp. 515-516.
1947. — The influence of the sinus glands upon molting and associated changes in the Crayfish. *Physiol. Zool.*, **20**, 2, pp. 187-208.
1948. — Factors influencing molting and the sexual cycles in the Crayfish. *Biol. Bull.*, **95**, 2, pp. 229-237.
1935. SHEN (C. J.). — An investigation of the post-larval development of the shore-crab *Carcinus maenas* with special references to the external secondary sexual characters. *Proc. Zool. Sc. London*, **I**, pp. 1-33.
1906. SMITH (G.). — Rhizocephala. Fauna und Flora Neapel, Mon. 29.
1910. — Studies in the experimental analysis of sex on the correlation between primary and secondary characters. *Quart. J. Micr. Sc.*, **54**, pp. 577-604.
1912. — Studies in the experimental analysis of sex. Sexual changes in the blood and liver of *Carcinus maenas*. *Quart J. Micr. Sc.*, **57**, pp. 251-265.
1913. — Studies in the experimental analysis of sex. The effect of Sacculina on the storage of fat and glycogen and on the formation of pigment by its host. *Quart. J. Micr. Sc.*, **59**, pp. 267-295.
1940. SMITH (R.). — Studies on the effect of eyestalk removal upon young Crayfish *Cambarus clarkii* G. *Biol. Bull.*, **79**, 1, pp. 145-152.
1922. SOLLAUD (E.). — Recherches sur l'embryogénie des Crustacés Décapodes de la famille des *Palemoninae*. *Biol. Bull. Fr. Belg.*, suppl. n° 5.
1888. STAMATI (G.). — Sur l'opération de la castration chez l'Écrevisse. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **13**, pp. 199-201.

1933. TEISSIER (G.). — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **67**, pp. 401-444.
1935. — Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado*. *Trav. Stat. biol. Roscoff.*, **13**, pp. 93-130.
1937. — Comparaison biométrique de deux espèces du genre *Maia* (Crustacés Brachyours). *C. R. Acad. Sc.*, **204**, 1, pp. 67-70.
1951. TRAVIS (D. F.). — The control of the sinus glands over certain aspects of calcium metabolism in *Panulirus argus* Latreille. *Anat. Rec.*, **111**, 3, p. 503.
1924. VANDEL (A.). — Le déterminisme du développement des oostégistes des Isopodes et des caractères sexuels temporaires des Crustacés. *C. R. Acad. Sc.*, **178**, 11, pp. 974-976.
1945. VEILLET (A.). — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Épicarides. *Ann. Inst. Océan.*, **22**, 4, pp. 193-341.
1956. — Sur l'inhibition hormonale de la mue chez les Crustacés Décapodes pendant la saison des mues. *C.R. Soc. Sc. Nancy*.
1955. — Sur l'influence de la Sacculine sur les organes endocrines des Crabes. *C. R. Soc. des Sc. Nancy*.
1951. — et DÉMEUSY (N.). — Utilisation des matières plastiques dans les installations d'élevage d'animaux marins. *Bull. Inst. Océan. Monaco.*, **48**, n° 987.
1953. — et FRENTZ (R.). — Teneur en lipides et déterminisme des caractères sexuels externes chez le Crabe *Carcinus maenas* Pennant, parasité par le Rhizocéphale *Sacculina carcini* Thompson. *C. R. Acad. Sc.*, **236**, 22, pp. 2168-2170.
1953. — et REYNIER (M.). — Note sur les rapports entre la mue et la ponte chez les Crustacés. Congrès de l'A.F.A.S.
1952. — CORNUBERT (G.) et DÉMEUSY (N.). — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement des caractères sexuels externes des Décapodes Brachyours *Carcinus maenas* Pennant et *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *C. R. Acad. Sc.*, **234**, 13, pp. 1405-1407.
1953. — — — Hypothèses sur l'influence des pédoncules oculaires sur le déterminisme des caractères sexuels externes des Crustacés Décapodes. *C. R. Soc. Biol.*, **147**, pp. 1264-1265.
1955. VERNET-CORNUBERT (G.) et DÉMEUSY (N.). Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes des femelles pubères de *Carcinus maenas* et de *Pachygrapsus marmoratus*. *C. R. Acad. Sc.*, **240**, 3, pp. 360-361.
1951. WELSCH (J. H.). — New evidence concerning the source and action of the eyestalk hormone. *Anat. Rec.*, **111**, 3, p. 442.
1952. — et BLISS (D. E.). — The neurosecretory system of Brachyuran Crustacean. *Biol. Bull.*, **103**, 2, pp. 157-169.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Les Malacostracés des eaux souterraines

Vu et approuvé :

Nancy, le 1^{er} Juillet 1955.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
E. URION

Vu et permis d'imprimer :

Nancy, le 2 Juillet 1955.

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE NANCY,
G. MAYER

